DIE VERMEHRUNG DER RADIALEN REIHEN IM CAMBIUM

von

J. J. BEIJER.

(Mit 1 Tafel).

EINLEITUNG.

Wenn Herr Dr. H. H. Janssonius bei der Bearbeitung der „Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten" [1]) bei mehreren Pflanzenfamilien die eigentümliche Struktur fand, die seit v. Höhnel unter dem Namen „Etagenbau" oder „Stockwerkbau" bekannt ist, fragte er sich, von dem oft äusserst regelmässigen Bau derselben betroffen, auf welche Weise im dazugehörigen Etagencambium die für das Dickenwachstum notwendige Vermehrung der radialen Reihen zustande kommen könnte, ohne dass die vorhandene Regelmässigkeit verloren geht. Dies war der Anlass zu den folgenden Untersuchungen. Ich habe mich aber nicht auf das Beantworten dieser Frage allein beschränkt, sondern habe die Untersuchungen auf die Erweiterung des Cambiummantels im Allgemeinen ausgedehnt.

Die Resultate dieser Untersuchungen sind sehr vom gebrauchten Material abhängig, weil, wie unten gezeigt werden soll, nur solche Pflanzen zuverlässige Ergebnisse bieten können, bei denen die sekundären Gewebe wie Holz und Bast fast ohne extracambiale Veränderungen sich aus dem Cambium herausdifferenzieren.

Sehr schönes Material habe ich nun aus dem Botani-

[1]) Von Moll und Janssonius 1906—1926. Band I—IV.

schen Garten zu Buitenzorg auf Java durch die Güte des Direktors, Herrn Dr. W. M. Docters van Leeuwen, dem ich dafür an dieser Stelle noch herzlichen Dank sage, erhalten.

Schliesslich bin ich Herrn Dr. Janssonius der immer bereit war, mir auf meine Fragen Auskunft zu geben, und Herrn Professor Dr. J. C. Schoute, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, vielen Dank schuldig.

KAPITEL I.

ALLGEMEINES ÜBER DEN BAU UND DAS WACHSTUM DES INITIALENCAMBIUMS.

1. Struktur des Cambiums in räumlicher Hinsicht.

Machen wir einen Querschnitt durch den Stamm oder die Wurzel einer holzigen *Dicotylen*-Pflanze oder einer *Conifere*, dann sehen wir zwischen dem zentralen Holzzylinder und dem peripheren Bastteil das „Cambium", einen geschlossenen Ring zartwandiger Zellen darstellend. Bei genügender Vergrösserung zeigt sich, dass diese Zellen in nebeneinander liegenden radialen Reihen angeordnet sind, daher der Name „Reihencambium". Die Zahl der Zellen in diesen „Radialreihen" hängt von dem mehr oder weniger aktiven Zustand des Cambiums ab, also variierend von nur wenigen im Winter bis zu vielen im Vorsommer. Die zahlreichen, zarten Tangentialwände in jeder Reihe des aktiven Cambiums weisen auf das Auftreten vieler Zellteilungen hin.

Nach Raatz (1892), Nordhausen (1898) und Schoute (1902) besitzen alle Cambiumzellen das Vermögen, sich durch tangentiale Wände in mehrere Tochterzellen zu teilen. Diese Teilungsfähigheit aber nimmt holz- und bastwärts schnell ab, um schliesslich beim Übergang in Jungholz- oder Jungbastzellen ganz zu verschwinden. Daraus

sehen wir, dass in jeder Radialreihe durch diese Teilungen fortwährend neue Zellen hinzukommen, und gleichzeitig andere Zellen mehr und mehr in die weniger teilungsfähigen Zonen gelangen und sich schliesslich als Bast- oder Holzzellen differenzieren.

Es gibt nun in jeder Radialreihe *eine* Zelle, die immer im Cambium bleiben wird, also unbegrenzt teilungsfähig ist. Infolgedessen ist diese sogenannte „Initiale" [1]) die Mutterzelle aller künftigen Zellen der betreffenden Reihe. Änderungen, die in dieser Initiale auftreten, werden wir somit in allen nachher entstandenen Holz- und Bastelementen wiederfinden, während Änderungen, die in den Tochterzellen der Initialen auftreten, meistens nur in einer beschränkten Zahl von Holz- oder Bastzellen, wiedergefunden werden können, was übrigens ganz von der Zahl der Tangentialteilungen, die noch in einer solchen Zelle vor ihrer endgültigen Differenzierung in Holz- oder Bastelemente auftreten, abhängig ist.

Die Form der Cambiumzellen im Querschnittsbilde gesehen, ist bekanntlich die eines Rechteckes, dessen radiale Seiten kürzer sind als die tangentialen.

Wenden wir uns nun zum Radialschnitt, dann sehen wir auch hier wieder die Radialreihen oben und unten von geraden, horizontalen Linien begrenzt. Beim Cambium im ruhenden Zustande sind die Radialreihen sehr wenig entwickelt, und können sogar bis auf nur eine Zelle reduziert sein.

Die Zellform ist wiederum die eines Rechteckes, aber nun eines stehenden, dessen vertikale Seiten viele Male länger sind als die sehr kurzen radialen.

Beim tangentialen Bild gibt es zwei Möglichkeiten. Beim gewöhnlichen Cambium sind die Zellen meist lang

---

[1]) Daher der Name „Initialencambium". Vergl. übrigens, was die Initialenfrage anbelangt: J. C Schoute. 1902.

bis sehr lang, (bis 8,7 mm bei *Sequoia sempervirens*. Vergl. Baily 1923) faserförmig, und prosenchymatisch zugespitzt. Die Anordnung dieser in der Längsrichtung der Pflanze verlaufenden Zellen ist durchaus unregelmässig. Beim „Etagencambium" [1]) dagegen stehen sämtliche Elemente in „Tangentialreihen" übereinander und sind verhältnissmässig kurz, mit oben und unten zweiseitig dachförmig zugespitzten Enden. Durch das Ineinandergreifen dieser Zellenden entstehen die die übereinander stehenden Tangentialreihen [2]) trennenden, horizontal verlaufenden Zickzacklinien, die so typisch für das Etagencambium sind.

Aus dem Vorhandensein von Radialreihen und zugleich einer Tangentialanordnung folgt, dass in räumlicher Hinsicht das Etagencambium aus horizontalen übereinander gelagerten Abschnitten, von v. Höhnel (1884 a. u. b.), „Horizontalschichten", „Stockwerke" oder „Etagen" genannt zusammengesetzt ist.

Ein solches Cambium ist also im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Cambium „geschichtet". Ich werde nun den Ausdruck „gewöhnlich" umgehen und statt dessen den Ausdruck „ungeschichtet" gebrauchen. Das Cambium kann also vorkommen: erstens als „ungeschichtetes" Cambium und zweitens als „geschichtetes" d. h. „Etagencambium"

Es musz noch hinzugefügt werden, dass besonders in der neueren Literatur dann und wann, ohne irgend welchen Grund, von obengenannter Terminologie abgewichen wird,

1) Vergl. was diesen Ausdruck anbelangt den Anhang dieses Kapitels. S. 647.

2) Im Gegensatz zu den Radialreihen, die aus genetisch zusammengehörenden und genau aneinander schliessenden Zellen zusammengesetzt sind, stellen die Tangentialreihen keine wirklichen Reihen von in tangentialer Richtung zusammengehörenden Zellen dar, was aus jedem Querschnitt durch ein Etagencambium deutlich hervorgeht. Ich werde darum den Ausdruck „Tangentialreihen" nicht mehr gebrauchen und nur sprechen von „Tangentialanordnung" und „Etagen".

was leicht zu falschen Vorstellungen führen kann. Wenn z. B. Kleinmann (1923. S. 131—132) sagt: „.... ich fasse es so auf, dass die Bezeichnung Stockwerk sich jedesmal nur bezieht auf die Zellen einer Längsreihe, die einer Radialreihe auf horizontalen Querschnitten entspricht", so kann das nur Verwirrung verursachen. Etagenbau, stockwerkartiger Aufbau, „storied or tierlike arrangement" (Moll and Janssonius 1923), oder „stratified arrangement" (Baily 1923) ist nur dann vorhanden, wenn ausser den Radialreihen auch eine Tangentialanordnung vorhanden ist.

Sehen wir uns nun die Gestalt der Cambiumzellen etwas näher an, so zeigt sich, dass diese beim ungeschichteten Cambium meistens die u. a. von Velten (1875), Raatz (1892) und später auch von Klinken (1914) für die *Coniferen* beschriebene Form haben, also aus nur vier Wänden, zwei rechteckigen Radialwänden und zwei lineallanzettlichen Tangentialwänden zusammengesetzt sind. (Fig. 1*a*). Auch für die *Dicotylen* mit langen Cambiumelementen (z. B. *Hamamelis*) trifft diese Angabe völlig zu. Bei den mehr kurzzelligen Cambien dagegen tritt eine mehr oder weniger ausgesprochene Differenz auf zwischen einem prismatischen Mittelstück und den mehr plötzlich, meist einseitig zugespitzten Enden. (Fig. 1*b*). In diesem Falle nähert sich die Form dem bekannten u. a. von Krabbe

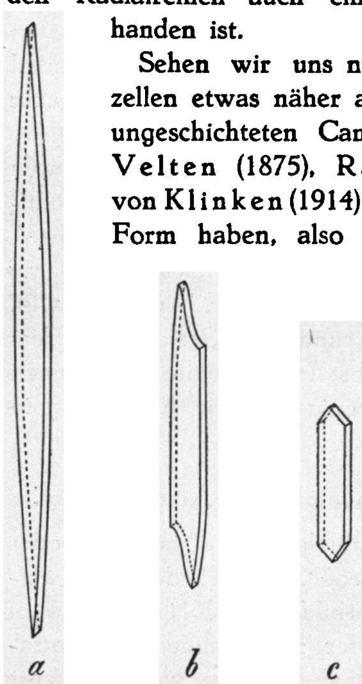


Fig 1. Gestreckte Cambiumzellen (etwas schematisiert); *a*. aus einem langzelligen ungeschichteten Cambium; *b*. aus einem kurzzelligen ungeschichteten Cambium; *c*. aus einem Etagencambium.

(1886 Fig. 59) aufgestellten und zu stark verallgemeinerten Schema einer Cambiumzelle mit zwei Radialwänden, zwei Tangentialwänden und zwei schiefstehenden Endflächen.

Ist bei den oben behandelten Zellformen jede Darstellung immer einigermassen schematisch, weil in Wirklichkeit durch die unregelmässig ineinander greifenden Zellenden und die meist zahlreichen Markstrahlen allerhand Abweichungen auftreten, so ist beim typischen Etagencambium dagegen die Zellform an sich eine fast genau schematische. Sie besteht nämlich aus einem in radialer Richtung etwas abgeplatteten rechteckigen Prisma mit oben und unten zweiseitig zugeschärften Enden, deren scharfe Kanten radial gestellt sind. (Fig. 1c). Die Zellen sind also aus acht Flächen zusammengesetzt.

Ausser den bis jetzt besprochenen Cambiumelementen kommen auch noch *nur* markstrahlzellformende Cambiumzellen vor. Diese sogenannten „Markstrahlcambiumzellen" unterscheiden sich von jenen, die ich nach de Bary (1877 S 479) „gestreckte Cambiumzellen" nennen will, namentlich durch die meist rundliche Gestalt auf dem Tangentialschnitt — sodass selbst Interzelluläre vorkommen können —, und durch die weniger grosse Abplattung in radialer Richtung.

2. Die sogenannten extracambialen Aenderungen.

Beim Uebergang der Cambialprodukte in Holz- oder Bastgewebe können verschiedene Strukturänderungen auftreten, die ich nach dem Vorbilde von Klinken (1914) als „extracambiale" den später zu behandelnden „intracambialen" Aenderungen gegenüber stellen will. Zunächst tritt eine Aenderung auf, die in keiner Hinsicht die bestehende Struktur eingehend modifiziert, nämlich eine Streckung aller Elemente in radialer Richtung.

Viel schlimmer ist die zweite Kategorie, wobei eine Zelle oder eine Zellgruppe ein selbständiges Wachstum

beginnt, während die Nachbarzellen unverändert bleiben, was nur zu erklären ist durch das Aneinanderentlanggleiten der Zellwände. Diese Tatsache des „gleitenden Wachstums" ist von Krabbe (1886) ausführlich dargestellt. Dabei unterscheidet er je nach der Richtung in welcher das Wachstum stattfindet, also in horizontaler oder in vertikaler Richtung: 1. gleitendes Weitenwachstum. 2. gleitendes Längenwachstum. Das erste spielt bekanntlich eine grosze Rolle bei der Gefässbildung, während das zweite eine die Holz- und Bastfaserbildung begleitende Erscheinung darstellt. Gehen wir dem Einfluss des gleitenden Wachstums auf den ursprünglichen Bau des Cambiums nach, dann stellt sich Folgendes heraus:

A. Gleitendes Weitenwachstum:
1. Stört die Radialreihen auf dem Querschnitt.
2. Stört die Radialreihen auf dem Radialschnitt.
3. Stört nicht die Tangentialanordnung.

B. Gleitendes Längenwachstum:
1. Stört die Radialreihen auf dem Querschnitt.
2. Stört die Radialreihen auf dem Radialschnitt.
3. Stört auch die Tangentialanordnung.

Was die Störung der Radialreihen auf dem Radialschnitt infolge des Weitenwachstums anbelangt (also A. 2.) so muss darüber noch Folgendes hinzugefügt werden: Im Falle eines Etagencambiums nämlich sind auf dem Radialschnitt, auch beim Auftreten eines lebhaften Weitenwachstums, deutliche Radialreihen vorhanden, doch diese Radialreihung ist nur eine scheinbare, weil nicht alle Elemente welche wir in radialer Richtung nebeneinander sehen, auch wirklich derselben Radialreihe angehören, wahrscheinlich mehrere jedoch davon durch das Weitenwachstum aus einer benachbarten Reihe hereingewachsen sind. Dies würde beim ungeschichteten Cambium dadurch, dass dort diese Nachbarreihen nicht in gleicher Höhe stehen, zur Störung des

regelmässigen Radialschnittbildes führen müssen. Beim Etagencambium bleiben also nur scheinbar die Radialreihen erhalten, d. h. es gibt keine wirklichen Reihen von in radialer Richtung zusammengehörenden Zellen mehr, sondern nur eine Radialanordnung der in diesem Schnitt getroffenen Elemente. Es ist also genau dasselbe, was wir bei der Tangentialanordnung im selben Cambium als Regel gefunden haben. (S. 634).

Wenn wir nun, unter Berücksichtigung der oben aufgestellten Regeln, beim Holze auf Querschnitten nur tadellose Radialreihen ohne irgend welche Ungenauigkeiten antreffen, können wir infolge A. 1. und B. 1. meistens auf das Fehlen von sowohl extracambialem gleitendem Weiten- wie auch Längenwachstum schliessen. Trotzdem ist es in einigen Fällen, wo nur ein beschränktes Längenwachstum vorhanden ist, z. B. bei *Pinus*arten, [1]) ziemlich schwer, dies als solches zu erkennen, was wohl durch die annähernd gleiche Längenzunahme aller Zellen einer Reihe zu erklären ist. Entscheidend ist dann entweder ein Längenvergleich mit den Cambiumzellen, oder es kann, wenn nur Holz vorhanden ist, ein Radialschnitt Auskunft geben. Denn durch eventuelles extracambiales Längenwachstum würden die Radialreihen nicht mehr beiderseits von geraden Linien begrenzt sein, sondern würde jede Zelle oben und unten ein infolge des Wachstums entstandenes stark abgerundetes Ende bekommen haben. (Vergl. z. B. Klinken 1913. S 12, Fig. 4 u. 5).

Wenn wir auf diese Weise konstatiert haben, dass keine Aenderungen durch extracambiales gleitendes Wachstum stattgefunden haben, können wir aus dem Bau des Holzes manches über die Struktur des Cambiums erfahren, die

---

[1]) Die absolute Längenzunahme bei Pinus-arten kann ziemlich gross werden, doch im Vergleich mit den sehr langen Cambiumzellen, also relativ, ist sie nur klein.

dann nahezu unveränderd geblieben ist. Wäre das Cambium z. B. ein Etagencambium, dann würde ein solches Holz ebenso wie das Cambium aus horizontalen, übereinander gelagerten Schichten oder Etagen zusammengesetzt sein, weshalb man dann auch spricht von etagenförmigem oder stockwerkartigem Aufbau des Holzes. (v. Höhnel 1884). Doch auch wenn gleitendes Weitenwachstum vorhanden ist, kann man infolge A. 3. aus der Holzstruktur schliessen, was für ein Cambium da war. Wenn aber gleitendes Längenwachstum stattgefunden hat, dann ist das tangentiale Bild so verzerrt worden, das man nicht mehr ohne weiteres daraus Schlüsse ziehen darf. Man muss sich also vorher davon überzeugt haben, ob extracambiales Längenwachstum da war oder nicht. Also:

I. Kein extracambiales Längenwachstum vorhanden:
   a. keine Tangentialanordnung wahrnehmbar; das Cambium war ein ungeschichtetes Cambium.
   b. Tangentialanordnung wahrnehmbar; das Cambium war ein Etagencambium.

II. Extracambiales Längenwachstum vorhanden: keine direkte Entscheidung möglich.

Im zweiten Falle kann bisweilen das Markstrahlenbild eine Antwort geben, d. h. nur eine positive, nämlich, wenn die Markstrahlen in tangentialen Reihen übereinander stehen, also Markstrahletagen vorhanden sind, was der Fall sein wird, wenn jeder Markstrahl aus *einer* durch Querwände geteilten Initiale eines Etagencambiums hervorgegangen ist. Wenn es nun auch solche Markstrahletagen nicht gibt, ist das noch kein Beweis dafür, dass kein Etagencambium vorhanden war, und dann muss ein Tangentialschnitt durch das Cambium selbst den Ausschlag geben.

Nun wird es aber wohl niemals der Fall sein, dass sämtliche Cambialprodukte von dem extracambialen Längen-

wachstum betroffen werden, sondern es wird fast immer Elemente, z. B. die Holzparenchymfasern, geben, die ihre ursprüngliche Länge beibehalten. So genügt schon eine winzige, bei sehr genauer Untersuchung im Längsschnitt aufgefundene Gruppe tangentialgeordneter Holzparenchymfasern, um die Tätigheit eines Etagencambiums zu erkennen; ja das ist selbst bisweilen bei Libriformfasern möglich, also bei Elementen mit starkem gleitendem Wachstum, durch das Vorhandensein von Tüpfelanhäufungen an der Grenze je zweier Etagen. [1]) (Sogenannte Tüpfeletagen von v. Höhnel 1884).

Was die extracambialen Aenderungen anbelangt, welche in den Markstrahlcambiumzellen auftreten, so beschränken sich diese meist auf eine Streckung in radialer Richtung.

3. Fragestellung.

Wir hahen oben gesehen, wie das Cambium xylemwärts fortwährend neue Zellen abgibt, die sich zu Holzelementen differenzieren. Die logische Folge ist, dass ein Dickerwerden des Holzzylinders stattfindet, was notwendig ein Grösserwerden des an der Peripherie liegenden Cambiumringes zur Folge haben muss. Dass diese Ausdehnung sehr bedeutend sein kann, lehrt uns eine einfache Berechnung. Da die Grössenzunahme der Peripherie in geradem Verhältnis steht zur Verlängerung des Radius, wird sich beim Anwachsen eines Cambiums mit einem Durchmesser von 2 mm. an eines von 20 cm. die Cambialfläche in tangentialer Hinsicht um das 100-fache verlängern. Wie kommt nun diese in tangentialer Richtung stattfindende Vergrösserung zustande?

Um diese Frage beantworten zu können, müssen wir untersuchen: erstens, welche Änderungen — abgesehen

---

[1]) Vergl. z. B. die Angaben von Janssonius in Moll. u. Janssonius 1906—'26 III. S. 16, 21.

von den schon genannten Tangentialteilungen, welche die Holz-und Bastbildung veranlassen — im Cambium selbst, also intracambial auftreten oder vielleicht auftreten können, und zweitens welche von diesen Änderungen möglicherweise die genannte tangentiale Ausdehnung herbeiführen können. Weil solche Änderungen nur dann von bleihender Bedeutung sind, wenn sie in den Initialen selbst auftreten, werde ich mich bequemlichkeitshalber auf die Vorgänge in diesen Zellen be schränken. Wenn ich dann auch noch diejenigen Änderungen, die vor dem Ablauf des primären Längenwachstums auftreten, ausschliesse, kommen folgende in Betracht:

A. In den gestreckten Initialen:

1. Zunahme der Breite,
2. Zunahme der Länge,
3. Übergang in Markstrahlinitialen,
4. Vermehrung der Initialen durch Teilung.

B. In den Markstrahlinitialen:

1. Zunahme der Breite,
2. Übergang in gestreckte Initialen,
3. Vermehrung der Initialen durch Teilung,
4. Auftreten von neuen Markstrahlinitialen.

Wir wollen uns jetzt jede von diesen Möglichkeiten etwas näher ansehen.

Fangen wir an mit B. 1. Hierüber ist in der Literatur fast nichts zu finden, wahrscheinlich, weil jeder Querschnitt uns zeigt, dass die Markstrahlzellen annähernd die gleiche Breite beibehalten. Bailey (1920b) hat bei *Pinus strobus* im ersten Jahre eine mittlere Breite von 13,8 μ, im 60. Jahre eine von 17 μ gefunden, also eine unbedeutende Zunahme von $\pm$ $^1/_4$.

B. 2. erwähne ich nur, weil von Neeff (1922. S. 207) diese Tatsache bei *Tilia euchlora* festgestellt worden ist, wo sie eine Rolle zu spielen scheint bei der Auflösung eines grossen Markstrahles in übereinander gelagerte kleinere.

B. 3. Auch hierüber ist sehr wenig bekannt. Dass beim Älterwerden des Stammes Grössenänderungen in den Markstrahlen auftreten ist vielfach konstatiert und beschrieben worden; doch diese entstehen oft durch Auflösung von grossen Markstrahlen in kleinere, oder von Vereinigungen von kleinen Markstrahlen zu grösseren, u.a. von Jost (1901), Zijlstra (1908), Bailey (1911, 1912), Thompson (1911) beschrieben [1]). Doch in diesen Arbeiten wurde nur das morphologische Markstrahlenbild berücksichtigt, ohne dass die auftretenden histologischen Änderungen genauer untersucht wurden. Groom (1911) lässt es dahingestellt, ob die Auflösung in kleinere Markstrahlen die Folge ist von dem Hereinwachsen der angrenzenden, gestreckten Initialen, oder dass es die Markstrahl-initialen selbst sind, die, durch Umwandlung in gestreckte Initialen, solch eine Zersplitterung verursachen. Klinken (1914) und Neeff (1922) haben nun konstatiert, dass ein Hereinwachsen öfter stattfinden kann, während, wie oben unter B. 2. gezeigt wurde, Neeff auch die zweite Voraussetzung verwirklicht fand.

Es ist aber selbstverständlich, dass diese Tatsachen für das tangentiale Wachstum des Cambiums gar keine Bedeutung haben. Wichtiger ist in dieser Hinsicht eine Bemerkung von Eames (1910 S, 163) der sagt: „Later, there is usually an increase in width, which is due, however, not to the uniting of any neighbouring small rays and the transformation of adjacent elements, but to simple growth in size with the increase of the stem in diameter" Auch er sagt aber nicht, auf welche Weise diese Breitenzunahme zustande kommt, obgleich wir wahrscheinlich wohl auf eine Vermehrung der Markstrahlinitialen durch Teilung schliessen dürfen.

[1]) Diese Markstrahluntersuchungen sind es, die den amerikanischen Forschern wie Jeffrey, Sinnot, Bailey, zur Aufstellung ihrer sehr weitgehenden Betrachtungen über die Phylogenie der Angiospermen veranlasst haben.

Jedenfalls kann bei Pflanzen mit nur schmalen oder mittelbreiten Markstrahlen auf diese Weise nie eine beträchtliche Breitenzunahme zustande kommen [1]).

B. 4. Neue Markstrahlinitialen können, soweit bekannt, aus gestreckten Initialen entstehen; erstens dadurch, dass die ganze Initiale sich durch Querwände in Markstrahlinitialen aufteilt, in welchem Falle wir tatsächlich mit A 3. zu tun haben, zweitens kann ein Teil der Initiale sich durch eine Teilungswand sozusagen abschnüren. Vergl. u. a. Haberlandt (1924. S 617), Klinken (1914), Neeff (1920. S. 248) Wenn dies oft geschieht und einerseits die gestreckten Initialen wieder bis an ihre vorherige Grösse heranwachsen, andererseits die neuen Markstrahlinitialen durch wiederholte Teilungen sich in normale kleine Markstrahlen umwandeln, so gibt die gesamte Breite der auf gleiche Höhe neu hinzugekommenen Markstrahlen, die auf diese Weise entstandene Breitenzunahme des Cambiums an.

Fassen wir das über die Markstrahlinitialen Gesagte zusammen, so stellt sich heraus, dass nur die unter B. 4. und B. 3. besprochenen Tatsachen wirklich etwas zu dem tangentialen Cambiumzuwachs beitragen können. Wenn wir nun voraussetzen — und Tangentialschnitte von jüngeren und älteren Teilen derselben Pflanze weisen darauf hin — dass relativ die gesamte Zahl der Markstrahlinitialen in tangentialer Richtung annähernd die gleiche bleibt, also z. B. ein Fünftel der Cambiuminitialen auf dem ganzen Umkreis, so ergibt sich hieraus, dass die Entstehung von neuen Markstrahlen und das tangentiale Wachstum der älteren nur das Breitenwachstum jenes fünften Teiles besorgen können.

Dass diese Vorstellung höchstwahrscheinlich zu günstig ist, geht aus einer Angabe von Essner (1882) hervor, der konstatierte, dass die Neubildung von secundären

[1]) Vielleicht verhält sich die Sache bei Pflanzen mit sehr breiten Markstrahlen wie z. B. vielen *Lianen*, etwas anders.

Markstrahlen bei *Pinus silvestris* nicht ganz gleichen Schritt hält mit dem Dickenwachstum des Holzkörpers. Er fand auf der Flächeneinheit (1 qmm.) des Tangentialschnittes im 1., 5., 10., 20., und 60. Jahresringe nacheinander 76, 54, 46, 36 und 27 Markstrahlen. Vom 60. bis 160. Jahresringe nahm diese Anzahl wieder bis 37 zu. Durch ein gleichzeitiges Höherwerden vieler Markstrahlen wird dies nur wenig kompensiert, weil ausserdem, wie Klinken (1914) wahrnahm, diese Höhenzunahme nicht in allen Markstrahlen stattfindet, sondern mehrere dagegen eine Erniedrigung erfahren. Ich glaube jedoch hinreichend gezeigt zu haben, dass im obengenannten Fall die Markstrahlinitialen keinesfalls mehr als die tangentiale Vergrösserung des fünften Teiles des ganzen Cambiummantels besorgen können. Wie nun die Erweiterung der übrigen, aus gestreckten Initialen bestehenden, vier Fünftel zustande kommt, darüber müssen die unter A genannten Möglichkeiten uns belehren.

Was A. 1., also das Breiterwerden der gestreckten Initialen anbelangt, so liegen uns darüber Angaben vor von Sanio (1873), der bei *Pinus silvestris* an der Basis einer zweijährigen Pflanze den tangentialen Durchmesser auf 0,012 mm. dagegen am selben Orte einer mehr als 100-jährigen Kiefer auf 0,026 mm. bestimmte, also eine Breitenzunahme um mehr als das Doppelte fand. Bailey (1920.b) konstatierte auf ähnliche Weise bei *Pinus strobus* einen tangentialen Zuwachs von 16 μ auf 42,4 μ; mithin ist die Zunahme etwas mehr als bei *P. silvestris*, bleibt aber auch hier noch unter dem dreifachen.

Dieselben Autoren verschaffen uns Angaben über A,2, also über das intracambiale Längenwachstum. So fand Sanio, wiederum bei *Pinus silvestris*, dass die Cambiumzellen sich in dreissig Jahren um das vierfache verlängern können. Welche Bedeutung er dieser Tatsache in Bezug auf das Grösserwerden des Cambiumringes beilegt, geht aus Folgendem hervor: Nachdem er die obengenannte

Breitenzunahme der Cambiumzellen besprochen hat sagt er (S. 52) „Ebenso unzweifelhaft ist es, dass, je weiter sich in den aufeinander folgenden Jahrringen das Cambium vom Marke entfernt, desto mehr andere Cambiumzellen von unten und oben auf dem gegebenen Querschnitte sich zwischen die alten hineindrängen." Dies muss wohl geschehen, da der Längenwuchs des Triebes bereits im ersten Jahre beendigt ist. Es gibt nun aber auch Pflanzen, bei denen kein Längenwachstum in den Cambiuminitialen auftritt. Darüber sagt Sanio (1873. S. 56, Anm. 2) „Wo dagegen, wie bei den *Papilionaceeën*, die grossen Gefässe und Tracheiden in den äusseren Jahrringen nicht länger geworden sind als im ersten, ..., da ist schon a priori anzunehmen, dass die Länge der Cambiumzellen in den äusseren Jahrringen dieselbe wie im ersten geblieben ist...." Dies ist um so mehr von Bedeutung als wahrscheinlich alle *Papilionaceeën* durch den Besitz eines Etagencambiums gekennzeichnet sind [1]). Diese von Sanio gefundenen Tatsachen sind von Bailey (1923) bestätigt worden durch Messungen an den Cambiumzellen selbst. Er kommt dabei zu dem Schluss, dass Längenwachstum der gestreckten Initialen bei sämtlichen Dicotylen fehlt, „having a stratified Cambium"; also geht dem Etagencambium ein intracambiales Längenwachstum vollständig ab.

Ueber A.3. den Uebergang von gestreckten Initialen in Markstrahlinitialen, will ich mich kurz fassen, weil hierdurch die Zahl der gestreckten Initialen kleiner, und also die tangentiale Vermehrung der gestreckten Initialen negativ beeinflusst wird. Und in welchem Masse die entstandenen neuen Markstrahlinitialen etwas beitragen können zu dem tangentialen Wachstum des Cambiums, darauf kann ich auf das oben unter B Gesagte verweisen.

---

[1]) So hat Janssonius bei allen von ihm untersuchten *Papilionaceeen* Etagenbau angetroffen. (Vergl. Moll u. Janssonius 1906-'26 Band III S. 16)

Wenn wir nun verfolgen, wie viel der Cambiumring durch die bisher behandelten Möglichkeiten, vorausgesetzt dass diese wirklich alle zusammen bei ein und derselben Pflanze vorkommen, grösser werden kann, so stellt sich heraus, dass wenn, wie wir oben angenommen haben, der Markstrahlenabschnitt des Cambiums seine eigene Grössenzunahme besorgt, im übrigen Teil des Cambiums maximal eine Breitenzunahme um das dreifache und eine Längenzunahme um das vierfache auftreten kann. So wird in diesem, aus gestreckten Initialen bestehenden Teil des Cambiums, nur eine zwölfmalige tangentiale Vergrösserung zustande kommen, welche im Verhältnis zu der wirklichen Zunahme, nur eine sehr geringe ist [1]). Diese wirkliche Zunahme, von der wir gesehen haben, dass sie bei der Verlängerung des Cambiumdiameters von 2 mm. bis auf 200 mm. bereits eine hundertmalige ist, muss also die Folge sein von der letzten, unter A. 4. vermeldeten, noch nicht besprochenen Erscheinung der Vermehrung der gestreckten Initialen durch Teilung. Wenn ausserdem, wie dies oft geschieht, die neuen Markstrahlinitialen aus den gestreckten Initialen entstehen, und überdies kein intracambiales Längenwachstum stattfindet, wie dies bei den Pflanzen mit Etagencambium Regel ist, so ist es klar, dass der Cambiumring fast nur durch Teilung der vorhandenen gestreckten Initialen wachsen muss.

Auf welche Weise oder auf welche Weisen diese Initialen sich nun teilen, was natürlich eine Vermehrung der radialen Reihen im Cambium mit sich bringen wird, darüber sind in der Literatur schon verschiedene Ansichten geäussert, die jedoch nicht zu einer einheitlichen Auffassung geführt haben,

Ich habe es mir nun zur Aufgabe gemacht, durch neue

[1]) Eine etwas genauere Berechnung gibt Bailey (1923) für *Pinus strobus*, ohne einen möglichen Uebergang von gestreckten- in Markstrahlinitialen zu berücksichtigen.

Untersuchungen, sowohl am Etagencambium als auch am ungeschichteten Cambium, etwas beizutragen zur Kenntnis dieser intracambial stattfindenden Vermehrung der gestreckten Initialen. Ehe ich damit anfange, meine eigenen Beobachtungen zu besprechen, will ich im folgenden Kapitel eine kritische Uebersicht, der auf diese Frage bezüglichen Literatur geben.

4. Anhang: Der Ausdruck „Etagencambium".

Der Ausdruck „Etagencambium" ist in der botanischen Literatur auch noch für eine andere Erscheinung angewendet worden, was leicht zu Begriffsverwirrung führen kann. Die oben von mir gebrauchte Bedeutung hat aber die Priorität. Es war doch v. Höhnel, der 1884 zum ersten Male von „Etagenförmigem oder stockwerkartigem Aufbau" des Holzes sprach und, obgleich das Wort „Etagencambium" in seinen beiden Aufsätzen (1884 a u. b.) nicht vorkommt, spricht er doch von „Etagen" im Cambium und im Holze. In neuerer Zeit ist u. a. bei Bailey (1923) der Ausdruck „stratified Cambium" zu finden.

Solereder zitiert in seiner „Systematischen Anatomie der Dikotyledonen" (1899) die von v. Höhnel gefundenen Tatsachen und spricht dabei auch von „Etagen" und „etagenförmigem Aufbau" (u. a. S, 311 u. 962). Denselben Ausdruck gebraucht er nun aber auch für eine eigentümliche Korkentwicklung wie er sie bei bestimmten *Saxifragaceae, Rubiaceae, Loganiaceae* und *Labiatae* aufgefunden hat, wodurch der sogenannte „Lamellen-oder Etagenkork" entsteht. Darüber sagt er (S. 964): „Bei der Enstehung des Lamellenkorkes werden successiv von aussen nach innen folgende Schichten der primären Rinde zu Korkcambien, welche nur sehr wenige Korkzellenlagen erzeugen; die Korkzellen der einzelnen Etagen korrespondieren daher nicht in radialer Richtung". Die von aussen nach innen aufeinander folgenden, mithin ausserhalb einander liegenden

Korkzelllagen nennt er also „Etagen" oder „Lamellen".

Wenn nun Schoute (1902) einem Cambium, woraus eine solche Korkbildung hervorgeht, den Namen „Etagencambium gibt, und er nachweisen kann, dass ein solches Cambium nicht allein bei der Korkentwicklung, sondern auch in jugendlichen Stadien der *Dicotylen* zwischen Holz und Bast vorkommen kann, wird die Sache erst recht bedenklich. Zum besseren Verständnis lasse ich hier die betreffende Stelle aus der Arbeit von Schoute folgen (S. 20).

„Diejenigen Cambien, welche wie das Coniferencambium aus radial angeordneten Zellen bestehen, und wo also in jeder Radialreihe alle die Zellen aus einer Initiale hervorgegangen sind, werde ich im Folgenden Initialencambien nennen. Solche Cambien dagegen, wo keine continuierliche radiale Anordnung der Elemente besteht, und die Zellanordnung erkennen lässt, dass sich im Gegenteil mehrere primäre Zellschichten an dem Aufbau des Cambiums beteiligt haben, werde ich bezeichnen mit dem Namen „Etagencambium". Der erste Name versteht sich von selbst, der zweite ist gewählt worden nach Analogie des „Etagenkorkes" Solereders....." Und etwas weiter: „Dieser Name bezieht sich auf die Produkte der einzelnen primären Zellen, welche im Cambium als „Lamellen" oder „Etagen" erscheinen können".

Es ist selbstverständlich, dass derselbe Ausdruck für diese zwei verschiedenen Arten von Cambien sehr unerwünscht ist. Wie schon gesagt, besitzt nun aber der Ausdruck Etagencambium im Sinne v. Höhnels die Priorität und ist auch richtiger, was leicht einzusehen ist. Der Name „Etage" deutet doch auf etwas sich übereinander Befindliches hin, was beim Etagenbau von v. Höhnel auch in der Tat der Fall ist, während es sich bei den Etagen im Sinne Solereders und Schoutes um etwas ganz anderes handelt.

Professor Schoute, mit dem ich diese Sachen besprochen

habe, war, obgleich sein „Etagencambium" schon in die Literatur Eingang gefunden hat (Vergl. u. a. Philipp 1923), sofort bereit, jenen Ausdruck fallen zu lassen und durch einen besseren zu ersetzen. Das Endresultat dieser Besprechungen war eine briefliche Mitteilung, in der er eine Nomenklatur vorschlägt, die jede Begriffsverwirrung unmöglich macht. Ich lasse diese Mitteilung des Herrn Professors Schoute wörtlich folgen:

„Der Ausdruck „Etagen-cambium", so wie ich diesen 1902 für dasjenige Cambium wählte, das aus mehreren primären Zellschichten entsteht, ist wirklich nicht beizubehalten.

Diese Benennungsweise gibt nämlich zu viel Anlass zur Verwechslung mit dem Cambium derjenigen Pflanzen, welche in Bast und Holz den Etagenbau von Höhnels zeigen. Die Untersuchungen von Höhnels, welche schon 1884 erschienen, waren mir 1902 leider unbekannt, sodass ich darauf keine Rücksicht habe nehmen können.

Est ist aber nicht angängig, zwei so verschiedenartige Vorgänge, welche beide von einer besonderen Anordnung der Cambiumzellen bedingt werden, mit Namen zu bezeichnen die einen Vergleich mit Stockwerken oder Etagen enthalten, weil man dann fortwährend zu Verwirrung Anlass gibt.

Weil nun der Ausdruck von Höhnels der ältere ist, so ist es klar, dass der Name von Höhnels beizubehalten ist und dass auch das Wort Etagencambium vernünftigerweise nur dort zu benutzen ist, wo man das Cambium der Pflanzen mit stockwerkartigem Aufbau bezeichnen will.

Dazu eignet sich die Bezeichnung Etagencambium oder Etagenbau besser für die von Höhnelschen Erscheinungen, indem dort wirklich durch die Anordnung in radiale und zugleich in tangentiale Reihen übereinander geschichtete Zellplatten vorhanden sind, während bei *Dracaena* das Vorhandensein von nebeneinanderliegenden Platten nur auf Querschnitten einigermassen vorgetäuscht wird, in Wirklichkeit keine derartigen Platten bestehen.

Bleibt die Frage wie das erste Stammescambium von *Ricinus communis* und das junge Stammescambium von *Dracaena* zu benennen seien.

Solereder, dessen Etagenkork mich zur Wahl des Wortes Etagencambium brachte, benutzte als gleichbedeutend noch eine zweite Bezeichnung, diejenige des Lamellenkorkes.

Man könnte also daran denken die Ausdrücke Lamellencambium und Lamellengewebe einzuführen; ein solches Verfahren wäre aber meines Erachtens entschieden unzweckmässig.

Erstens gibt es, wie bemerkt, in den hier gemeinten Cambien oder Geweben keine Lamellen oder Schichten, sondern nur gesonderte radiale Zellreihen, welche aus gesonderten primären Zellen hervorgegangen sind.

Zweitens, und dieser Einwand ist wichtiger, wird in der Literatur von den Holzarten mit Etagenbau auch öfters von Lamellen geredet; der Gefahr der Verwechslung würde somit nicht vorgebeugt sein.
Es ist deshalb vorzuziehen, ganz neue Namen zu suchen, und vielleicht könnte das in folgender Weise mit Erfolg geschehen.

Ein jedes Cambium oder ein jedes sekundäre Gewebe das nur aus wirklich radialen Zellreihen besteht, während jede Radialreihe nur aus Schwesterzellen aufgebaut ist, könnte man „monogen" nennen, also ein monogenes Cambium oder ein monogenes Gewebe. Sind aber auf einem Radius Zellgruppen zu beobachten, welche verschiedenen primären Zellen entstammen, sodass die Zellen eines Radius nicht alle Schwesterzellen sind, so könnte man das Cambium oder das Gewebe als „polygen" bezeichnen.

Monogen wäre somit das Phellogen der meisten *Dikotylen*, das Stammescambium aller *Dikotylen*, wenigstens in älteren Zweigen und Stämmen, das Holz aller *Coniferen* u. s. w.; polygen wäre das neu gebildete Stammescambium von

Ricinus communis, das Korkgewebe *Dracaena's* u. s. w.

Damit wäre unsere Nomenklatur eigentlich schon vollständig. Dennoch möchte ich folgendes hinzufügen: In dieser Weise würde die Bezeichnung Initialencambium überflüssig und mit dem Begriff des monogenen Cambiums identisch werden. Es ist aber nicht erwünscht, den üblichen und klaren Ausdruck Initialencambium beiseite zu schaffen; ich glaube deshalb vorschlagen zu müssen, den Ausdruck Initialencambium beizubehalten. Das Wort monogen wird dadurch jedoch nicht entbehrlich, weil es ganz geeignet ist, die aus Initialencambien hervorgehenden Gewebe, in denen ja keine Initialen vorhanden sind, zu bezeichnen.

Auch würde man sagen können: das Initialencambium von *Cereus flagelliformis* (Zellteilungsvorgänge im Cambium S. 22) entsteht monogen, dasjenige von *Ricinus* polygen. Unter den polygenen Cambien gibt es weiter zwei Abarten: die verschiedenen primären Zellen des gleichen Radius können gleichzeitig anfangen, sich zu teilen und sich nebeneinander der Vermehrung beteiligen, wie in dem eben gebildeten *Ricinus*cambium, oder es werden allmählich neue primäre Zellen an der einen Seite des monopleurischen Cambiums in die Zellvermehrung mit einbezogen.

Letzteres ist bei vielen *Monocotyledonen* der Fall, und ich meine, dass gerade dieses merkwürdige Uebergreifen des Cambiums auf neue Zellen dazu Veranlassung gewesen ist, dass andere Autoren sich mit den von mir beschriebenen Fällen näher befasst haben. Es wäre deshalb vielleicht gut, dieses besondere monopleurische Cambium mit dem andauerden Uebergang auf neue Zellen als „Uebergangscambium" oder „Transitionscambium" zu bezeichnen.

Wir hätten auf diese Weise also folgende Formen des Cambiums:

1. Das Initialen- oder monogene Cambium, das nur monogene Gewebe bildet. Nach der gegenseitigen Lage der verschiedenen radialen Zellreihen ist dabei weiter zu

unterscheiden zwischen dem ungeschichteten Cambium und dem geschichteten oder Etagencambium.

2. Das polygene Cambium, das nur polygene Gewebe bildet. Dieses kann als dipleurisches Cambium nur als sehr vorübergehendes Stadium bei der ersten Bildung auftreten, als monopleurisches Cambium kann es länger andauern oder sogar bleibend werden durch fortwährende Einbeziehung neuer primären Zellen, und wird dadurch zum Uebergangs- oder Transitionscambium.

KAPITEL II.

KRITISCHE ÜBERSICHT DER LITERATUR.

1. Die Literatur vor 1900.

Dass beim Grösserwerden des Cambiumringes infolge des Dickenwachtums eine Vermehrung der Radialreihen auftritt, also mehr Zellen nebeneinander zu liegen kommen, als ursprünglich der Fall war, lehrt uns jeder Querschnitt durch das Cambium eines in lebhaftem Wachstum begriffenen, nicht all zu dicken Astes oder einer dito Wurzel. Am schönsten sind diejenigen Fälle, bei denen auch im Xylem und Phloem die Radialreihen noch bewahrt geblieben sind, wie z. B. bei der parenchymatischen Wurzel von *Cochlearia armoracia*. (Fig. 2). Hier sehen wir, wie die Xylemreihe X. sich im Cambium plötzlich verdoppelt, sich als zwei nebeneinander liegende Radialreihen weiter durch das Cambium fortsetzt und sich schliesslich beim Übergang in das Phloem wieder ebenso

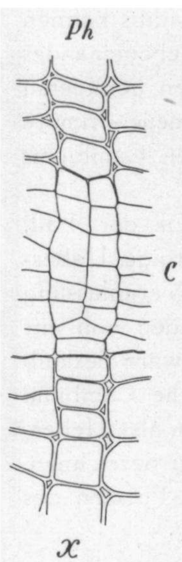


Fig. 2. *Cochlearia armoracia*. Querschnitt durch das Cambium und angrenzendes Gewebe der Wurzel. *Ph*. Phloem, *X*. Xylem, *C*. Cambium. Vergr. 330 X.

plötzlich in eine einfache Reihe umwandelt. N ä g e l i (1868, S. 15) redet denn auch von radialen Reihen im Xylem „welche nach aussen sich hin und wieder dichotomisch theilen".

Es sieht genau so aus, als wäre eine Initiale plötzlich durch eine radiale Wand in zwei nebeneinander liegende Tochterinitialen geteilt worden, und als hätte nachher jede von diesen neuen Initialen eine Radialreihe von Tochterzellen abgegeben. Nach N ä g e l i kommt diese tangentiale Vermehrung der Cambiumzellen in der Tat durch das Auftreten von „radialsenkrechten Wänden" zustande.

Wir sahen oben schon, das S a n i o (1873) gezeigt hat, dass dies auch noch auf eine andere Weise geschehen kann als durch Teilung, nämlich durch ein Nebeneinandergleiten der sich verlängernden Cambiumzellen. Auf S. 57 sagt er nun aber: „Radiale Theilungen der Cambiumzellen kommen gleichfalls vor und sind zu der Zeit, wenn die Cambiumzellen ihre endliche Grösse erreicht haben, nothwendig, um der durch das Auswärtsrücken des Cambiums stattfindenden Dehnung der Cambiumzellen in tangentialer Richtung das Gleichgewicht zu halten". Diese Auffassung können wir nun in der damaligen Literatur überall wiederfinden, u.a. bei d e B a r y (1877), der in seinem bekannten Handbuch (S. 478) spricht von: „radialer Theilung der Initialzellen in zwei gleichwertige Tochterzellen, welche dann in der beschriebenen Weise als Initialen fungieren". Zum Schluss erwähne ich noch eine Mitteilung von W e i s s (1880), der von der soeben als Beispiel gewählten *Cochlearia armoracia* sagt (S. 84): „Die Radialreihen werden vielfach vermehrt, indem die Cambiummutterzellen sich durch radiale Längswände theilen."

Obengenannte Autoren sprechen nur von *einer* Art Cambium, weil das Etagencambium noch nicht bekannt war [1]). Wenn nun v. H ö h n e l (1884) zum ersten Male den Etagenbau ausführlich beschreibt, sagt er darüber u.a.:

[1]) Bemerkenswert ist die Tatsache, dass d e B a r y (1877) bei denjenigen

„Es gibt Holzcambien, deren Elemente nicht nur radial, sondern auch tangential gereiht sind. Diese Tangentialreihung mag manchmal eine Folge der Vermehrung der Cambiumzellen in tangentialer Richtung, also durch Auftreten von radialen Scheidewänden sein". Obgleich v. Höhnel sich das erste Entstehen des Etagencambiums etwas anders dachte als nur durch das Auftreten dieser Radialwände, so sind diese seiner Meinung nach jedoch die Ursache davon, dass der Etagenbau beim Dickerwerden des Stammes erhalten bleibt.

Wenn wir nun diese Anschauungen v. Höhnels mit denjenigen der früheren Forscher, die auch nur von radialen Teilungswänden sprechen, vergleichen, so drängt sich die Frage auf, warum nun im ersten Falle die durch diese Teilungen entstandenen Tochterzellen etagenförmig nebeneinander liegen bleiben, im zweiten Falle dagegen dieselben Radialteilungen eine regellose Anordnung der Zellen in der Tangentialfläche verursachen.

Sehr wichtig für unsere Betrachtungen sind einige Beobachtungen von Raatz (1892), die in der späteren Literatur fast ganz unberücksichtigt geblieben sind. Raatz hat sich in seinem Aufsatz: „Die Stabbildungen im secundären Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie," welcher in der Hauptsache eine Widerlegung der Sanioschen Initialentheorie darstellt, nun nicht nur mit Beobachtungen an einzelnen Querschnitten begnügt, sondern er fertigte ganze Serien solcher Querschnitte an. Auch er hat nun im *Coniferen*cambium die erwähnten Radialwände gefunden, aber als er sie in seinen Serienschnitten verfolgte, ergab sich etwas anderes. Die betreffende Stelle (S. 601) bei Raatz lautet: „Der Vergleich aufeinander folgender Serienschnitte war auch noch in

Cambien, deren Elemente zweiseitig zugeschärfte Enden besitzen, eine aus alternierenden Horizontalreihen zusammengesetzte Struktur des Cambiums vermeldet. Auch spricht Hallier (1859) beim Holze von *Aeschynomene mirabilis* schon von "Schichten". Vergl. auch S. 725 Anm.

einer anderen Hinsicht lehrreich. Denn der gewöhnlichen Annahme gegenüber, dass die beim Dickerwerden des Baumes nothwendige Anlage neuer radialer Reihen durch „radiale Längstheilung" einer Cambiumzelle [1]) erfolge, fand ich bei *Pinus silvestris, strobus* und *austriaca* immer nur schiefe, d. i. parallel zum Radius und schief zur Stammaxe gerichtete „Querwände". Je älter solche Wände waren, d. h. je mehr Theilungen die sie enthaltende Zelle erfahren hatte, um so mehr näherte sich ihre Richtung der Verticalen, und liessen sich dieselben auf um so mehr Serienschnitten verfolgen. Hatte sich solch eine „quergetheilte" Cambiumzelle noch nicht oder erst einmal tangential getheilt, so konnte man die Schiefstellung der jungen radialen Wand durch höhere und tiefere Einstellung des Mikroskops bereits an demselben Schnitt constatieren; natürlich findet man solche Wand, wenn überhaupt, nur noch auf dem folgenden oder vorhergehenden Schnitte. Ich halte es demnach für höchst wahrscheinlich, dass die erste Anlage dieser Querwände nahezu in horizontaler Richtung erfolgt, und dass erst durch gleitendes Wachsthum der Zellhälften im Cambium selbst aus den ursprünglichen Querwänden allmählich radiale Längswände werden."

Es ist deutlich, dass diese Vorstellung von Raatz eine ganz andere ist als die seiner Vorgänger. Nach ihm teilt sich also eine Initiale durch eine horizontale Querwand in zwei übereinander liegende Tochterinitialen, wonach diese durch gleitendes Längenwachstum, also intracambial mit ihren Enden nebeneinander zu liegen kommen. Diese Erklärung entspricht auch ganz gut der regellosen Anordnung, welche uns jeder Tangentialschnitt durch ein *Coniferen*cambium zeigt. Auch die mehr oder weniger schiefen Querwände sind leicht in Tangentialschnitten zu finden. Wie Raatz angibt, sind diese Querwände schon

[1]) Den Ausdruck „Initiale" will Raatz nicht gebrauchen, er spricht nur von Cambiumzellen.

längst bekannt, aber immer irrtümlicherweise für normale Zellenden gehalten worden; infolgedessen haben mehrere Forscher, u.a. Mischke (1890 S. 102) die Zellform des *Coniferen*-Cambiums missverstanden, wenn sie von einseitig dachförmig zugeschärften Enden sprachen. In der Tat haben wir es hier zu tun mit einem vorübergehenden Zustand am Ober- oder Unterende einer durch Querteilung entstandenen Tochterinitiale. Allmählich wird durch lebhaftes Längenwachstum die Neigung zur Radialfläche schiefer und eine solche Initiale bekommt auch ein normales prosenchymatisches Ende.

Genau horizontale Querwände hat Raatz nicht gefunden, immer waren sie etwas schief gestellt. Doch glaubt er, dass diese Querwände bei ihrem Entstehen genau horizontal gestellt waren, und sagt darüber (S. 631): „Im fertigen Holze sieht man nämlich auf Radialschnitten bisweilen eine Zellreihe plötzlich von zwei anderen fortgesetzt, deren Enden anfänglich mit senkrechten Querwänden aufeinander stossen und sich dann allmählich mehr und mehr mit den Spitzen aneinander vorbeischieben".

R. Hartig (1895) hat die von Raatz gefundenen Tatsachen, welche ihm bekannt waren, bestätigt. Auch er konstatierte eine „Querteilung der Cambiumzellen". Was die Stellung der Querwände anbelangt, so kommt er darüber zu einem anderen Schluss als Raatz, was aus Folgendem hervorgeht (S. 209): „Aus meinen Untersuchungen habe ich die Ansicht gewonnen, dass die Querwände vom Anfang an entweder nach rechts oder nach links aufwärtssteigend sind." Er fand also immer eine schiefe Stellung der neuen Querwände.

Dass ich diese letzten zwei Arbeiten etwas ausführlich besprochen habe, hat seinen Grund darin, dass diese in der noch zu behandelnden Literatur fast ganz unberücksichtigt geblieben sind [1]).

---

1) Nur Hartig fand ich von Bailey (1923) zitiert.

2. Die neuere Literatur.

Trotz der obenerwähnten Beobachtungen kann man nun bis ungefähr 1914 und auch noch wohl später in den Lehrbüchern immer nur die ältere Vorstellung der radialen Längswände wiederfinden, u. a. in: Strasburger, Lehrbuch der Botanik. 12. Auflage, 1913; Haberlandt: Physiologische Pflanzenanatomie 5. Auflage 1918.

Die Tatsache, dass bei den *Coniferen* die Vermehrung der radialen Reihen von Querteilungen der Initialen mit nachfolgendem gleitendem Wachstum besorgt wird, ist 1914 von Klinken, dem die Arbeiten von Raatz und Hartig offenbar unbekannt waren, sozusagen neu entdeckt und ausführlich beschrieben worden. Während Raatz und Hartig ihre Beobachtungen an einzelnen Quer- oder Tangentialschnitten gemacht haben, und Raatz auch Querschnittserien verwendete, brachte Klinken eine Methode zur Anwendung, die, wenn nur dafür geeignetes Material gebraucht wird, sehr genau alle Aenderungen zeigt, welche während eines bestimmten Zeitraumes im Cambium stattgefunden haben. Diese Methode, die ich, weil ich sie bei meinen eigenen Untersuchungen benutzt habe, etwas ausführlich besprechen will und die wie Klinken angibt, schon von Zijlstra (1908) bei seinen makroskopischen Untersuchungen über die Gestalt der Markstrahlen angewendet worden [1]) ist, kann ich am deutlichsten mit Hilfe der schematischen Figur 3 darlegen. Die Zeichnung stellt einen Sektor eines Stammes z. B. einer *Conifere* dar; *Ph.* bedeutet sekundäres Phloem; *C.* Cambium und *X.* sekundäres Xylem. Das Cambium liegt also in der Tangentialfläche *a b c d.*

Dies ist aber nicht immer der Fall gewesen, sondern

[1]) Auch Jost (1901) hat schon den Versuch gemacht, die Produkte einer bestimmten Cambiumzelle auf successiven Tangentialschnitten aufzusuchen.

das Cambium ist erst allmählich, infolge des Dickenwachstums weiter nach aussen rückend, dort angelangt.

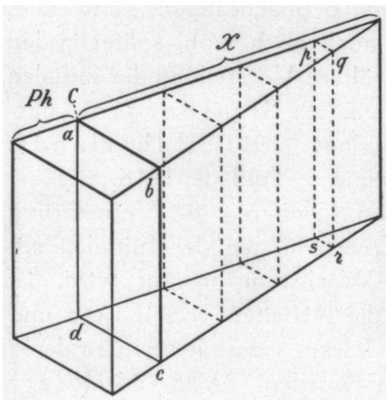


Fig. 3. Schematische Darstellung eines Stammsektors. *Ph.* Phloem, *X.* Xylem, *C.* Cambium.

Ursprünglich befand es sich viel näher am Mittelpunkt des Stammes z. B. in der Fläche *p q r s.* Wenn nun die Gewebe, die aus diesem Cambium hervorgehen, keinerlei Aenderungen erfahren, welche das tangentiale Bild auch nur ein wenig abändern, also wenn es kein extracambiales Weiten- und Längenwachstum gibt, (Vergl. auch Kapitel I. S. 637) dann muss die Struktur, welche wir *nun* in der Fläche *p q r s* erblicken, noch genau dieselbe sein wie ehemals, als in derselben Fläche noch das Cambium gelegen war.

Zerlegt man nun den ganzen Holzsektor in Tangentialschnitte, so erblickt man von innen nach aussen, also cambiopetal fortschreitend, nacheinander die verschiedenen aufeinander folgenden Formen, welche das Cambium während das Dickerwerdens des Stammes angenommen hat. So kann jede Aenderung, die in den Cambiuminitialen infolge intracambialen Wachstums oder durch Teilung aufgetreten ist, leicht konstatiert worden.

Klinken untersuchte auf diese Weise von *Taxus baccata* nicht das Holz, weil er dort ein zu grosses extracambiales Längenwachstum fand, sondern den Bast, in dem keine extracambialen Aenderungen auftreten. Es ist selbstverständlich, dass er dabei die Serienschnitte von aussen nach innen, also ebenfalls cambiopetal verfolgte.

Das Hauptresultat lautet (S. 21): „Die Initialen von *Taxus* teilen sich, sobald sie infolge ihres gleitenden Wachstums eine bestimmte Grösse erreicht haben, durch eine horizontale Querwand in zwei Tochterzellen, die sich fortan wie zwei selbständige Initialen verhalten, also gleitendes Wachstum zeigen und nach Erreichung einer bestimmten Grösse ebenfalls wieder durch eine Querwand in zwei Tochterzellen zerlegt werden usw."

Dies ist also genau dasselbe, was Raatz schon früher gefunden hatte. Ueber die Stellung der neuenstandenen Querwände sagt Klinken nichts, aber auf seinen sämtlichen Figuren stehen die plötzlich aufgetretenen Querwände nicht genau horizontal, sondern sind deutlich schief gestellt, was also eine Bestätigung von Hartigs Ansichten sein würde. Klinken ist nun weiter der Ansicht, dass die gefundenen Tatsachen nur für das *Coniferen*cambium gelten, und dass bei den *Dicotylen* die Vermehrung der Initialen durch die schon vielerwähnten Radialteilungen besorgt würde, was ihn in Bezug auf die Cambiumtätigkeit veranlasste, einen sogenannten *Coniferen*typus in Gegensatz zu dem *Dicotylen*typus zu stellen.

Es war Neeff (1920), der ähnliche Untersuchungen über das *Dicotylen*cambium anstellte. Schon früher (1914) hatte er gezeigt, dass bei den *Dicotylen* unter abnormen Umständen in den Cambiuminitialen Querteilungen mit darauf folgendem Nebeneinandergleiten auftreten können. Neeff (1920), der die von Klinken gebrauchte Methode auf dem Wurzelholz von *Tilia tomentosa* angewendet hat, fand hier dasselbe, was Klinken für das *Coniferen*cambium gefunden hatte, was aus Folgendem hervorgeht, wo er am Schluss seiner Arbeit sagt (S. 251): „.... dass die normale Kambiumtätigkeit beim Dickenwachstum sowohl der *Koniferen*, wahrscheinlich aber auch aller *Gymnospermen*, als auch der *Dikotylen* sich zusammensetzt einerseits aus Tangentialteilungen, die die radiale Zunahme der Elemente

veranlassen, und andererseits aus Horizontalteilungen mit nachfolgendem gleitendem Spitzenwachstum der kurzen Initialen, wodurch die tangentiale Verbreiterung des Umfangs der Organe ermöglicht wird."

Es gibt also keinen Unterschied zwischen einem *Coniferen*typus einerseits und einem *Dicotylen*typus anderseits. Mithin gilt *Tilia tomentosa* als Typus eines *Dicotylen*. Nun haben wir im ersten Kapitel schon gesehen, dass es bei den *Dicotylen* zweierlei Cambien gibt, d. h. ungeschichtete Cambien und Etagencambien. Demzufolge ist es also nicht möglich, von einem *Dicotylen*typus zu reden. Ausserdem ist das Cambium von *Tilia tomentosa* ein Etagencambium, was doch überhaupt weniger oft vorkommt als das ungeschichtete Cambium. Nun muss sofort hinzugefügt werden, dass der Etagenbau im Cambium dieser *Tilia*-art nicht so regelmässig ist, wie dies bei den typischen Etagencambien, z. B. der *Papilionaceen*, der Fall ist, aber es kann nicht geleugnet werden, dass deutliche Etagen vorhanden sind.

Die Vorstellung, dass bei einem Etagencambium die Vermehrung der gestreckten Initialen auf dieselbe Weise stattfände wie beim ungeschichteten Cambium, also durch das Auftreten von horizontalen Teilungswänden, steht in direktem Gegensatz zu der Ansicht v. Höhnels, wie auch zu dem, was wir vermuten sollten. „Denn", führt Neeff selbst an, „beim ersten Anblick will es scheinen, als ob Stockwerkbau und Zellumlagerung zwei antagonistische Erscheinungen seien." Wie nun nach ihm der Etagenbau trotz der Querteilungen erhalten bleibt, kommt in folgendem Satz zum Ausdruck: „Merkwürdig ist bei diesen Vorgängen, wie sich durch die horizontalen Querteilungen die Zellen zuerst in verschiedenen Stockwerken übereinander gruppieren, um dann nach und nach wieder in eine, mit ihren tangential benachbarten Zellen gleiche Stockwerkhöhe zurückzukehren, der sie früher selber angehört hatten. Wir halten diese

Wachstumsweise für einen regulatorisch gelenkten Vorgang."

Die von Klinken und Neeff gefundenen Tatsachen sind die Ursache einer allgemeinen Ablehnung der radialen Teilungswände in den Cambiuminitialen geworden (z. B. Strasburger: Lehrbuch d. Bot. 1921).

Einen schroffen Gegensatz zu diesen Auffassungen bilden die Ansichten Kleinmanns (1923), der zusammenfassend sagt (S. 146): „Ein Unterschied zwischen ‚*Dikotylentypus*' und ‚*Coniferen*typus' scheint nicht begründet." Und weiter: „Die Vergrösserung des Cambiumringes geschieht durch Radialteilungen. Diese werden nicht ersetzt durch horizontale Querteilungen mit darauf folgendem gleitendem Längenwachstum." Er bediente sich nicht der von Klinken und Neeff angewandten Methode der Tangentialserien, sondern studierte die Kernteilungsfiguren im Cambium und die Richtung der neuauftretenden Scheidewände. Er hat nun gefunden:

1. Horizontale Querteilungen, die jedoch nicht der Erweiterung des Cambiummantels dienen sollten, sondern seiner Längenausdehnung.

2. Radiale Längsteilungen, welche die Vermehrung der radialen Reihen im Cambium besorgen.

Was für Material hat Kleinmann nun gebraucht? Wie er selbst angibt: junge, emporschiessende Frühjahrstriebe von *Aesculus* und *Sambucus*, und weiter noch junge *Phaseolus*- und *Phytolacca*pflanzen. Bei allen diesen Objekten fand er die erwähnten Querteilungen; die Radialteilungen hat er nur gefunden bei der Wurzel des Garten-Rettichs, *Raphanus Sativus*, welche ein enorm starkes Wachstum, besonders Dickenwachstum, zeigt.

Kleinmann hat also Pflanzen gebraucht, deren Längenwachstum noch in vollem Gang war, während die von allen früheren Forschern aufgefundenen Tatsachen, wie u. a. diejenigen von Raatz, Klinken und Neeff, sich nur auf Pflanzen beziehen, deren Längenwachstum schon

beendigt war. Auch ich habe im ersten Kapitel (S. 641) sofort gesagt, nur diejenigen Aenderungen im Cambium berücksichtigen zu wollen, die nach dem Ablauf des Längenwachstums auftreten, die also nur der Erweiterung, nicht der Verlängerung des Cambiummantels dienen sollen. Damit ist also Kleinmanns erster Schluss für uns wertlos. Dass vor dem Beendigen des primären Längenwachstums Querteilungen auftreten, ist selbstverständlich, wenn man bedenkt, dass das Cambium oft schon in den Knospen da ist. Wenn nun beim Treiben dieser Knospen zu den oft sehr langen Internodiën, keine Querteilungen aufträten, würden die Cambiumzellen eine riesige Länge erreichen müssen. Doch diese Querteilungen haben nichts zu schaffen mit den von Klinken beschriebenen Querteilungen, die, weil das Längenwachstum bei der Pflanze, mit der er arbeitete, schon längst abgelaufen war, nur eine Breitenausdehnung des Cambiums hervorrufen können, aber nie eine Längenausdehnung [1].

Die zweite Tatsache die Kleinmann gefunden hat, ist viel wichtiger. Er hat also konstatiert, dass in den Cambiumzellen radiale Teilungswände auftreten können. Nun kann aber sein Versuchsobjekt, *Raphanus sativus*, nicht als Typus eines *Dicotylen* gelten, weil diese Pflanze namentlich in nicht zu altem Zustande, ein deutliches Etagencambium besitzt. Später werden die Cambiumzellen, wie bei vielen sehr stark in die Dicke wachsenden parenchymatischen Wurzeln, weniger gestreckt, breiter, unregelmässiger und einigermassen parenchymzellähnlich (u.a. auch *Cochlearia armoracia)*. Im Gegensatz zu Neeff, aber im Einklang mit den früheren Auffassungen von v. Höhnel würden also beim Etagencambium die radialen Reihen

[1]) An bestimmten Stellen, z. B. in den Achseln der Zweige, an stark gekrümmten Abschnitten eines Stammes, werden beim Dickenwachstum auch nach Ablauf des primären Längenwachstums noch Längenänderungen im Cambium stattfinden müssen. Vergl. u. a. Jost (1901).

sich durch in den Initialen auftretende radialsenkrechte Teilungswände vermehren.

Der erste, der bei seinen Betrachtungen das Etagencambium deutlich vom ungeschichteten Cambium unterscheidet, ist Bailey (1923) der von „stratified-" und „nonstratified" Cambium spricht. Ueber das Etagencambium sagt er: „In other words, the form and the arrangement of the initials indicate very clearly that the increase in girth of the Cambium cannot be due to the elongation of transversely dividing cells, for, if it were, the superimposed initials must necessarily crowd by one another and ultimately break up the stratified arrangement".

Wir sahen schon, dass Neeff dagegen der Ansicht war, dass ein regulatorisch gelenkter Vorgang eine mögliche Störung des Etagenbaus verhüten sollte. Bailey aber schliesst, dass der Etagenbau durch das Auftreten von Radialteilungen erhalten bleibt, wenn er sagt: „In meristems of the latter type (Etagencambien) on the contrary, the initials divide radiolongitudinally and the products of such divisions expand laterally, but they do not elongate to any considerable extant".

In Bezug auf das ungeschichtete Cambium, stimmt er den Auffassungen von Klinken völlig bei und konstatiert ausserdem eine etwas schiefe Stellung der Querwände, was also mit den Angaben Hartigs (1895) übereinstimmt.

Auch gibt Bailey an, dass es, wie zu erwarten war, keine scharfe Grenze gibt zwischen ungeschichteten Cambien und Etagencambien sondern dass Uebergangsformen vorkommen.

Fassen wir alles zusammen, so stellt sich Folgendes heraus: Durch die Untersuchungen von Raatz, Hartig, Klinken und Bailey können wir ruhig als feststehend annehmen, dass beim typischen, ungeschichteten, langzelligen Cambium, wie wir das bei den *Coniferen* und vielen *Dicotylen* antreffen, die Vermehrung der radialen Reihen

zustande kommt durch das Auftreten von horizontalen Querwänden in den Initialen, von einem Nebeneinandergleiten der schnell in die Länge auswachsenden Tochterinitialen gefolgt. Diese Querwände stehen bei ihrer Entstehung nicht genau horizontal, sondern sind immer ein wenig gegen die Radialebene geneigt.

Dagegen besteht über die Weise, auf welche beim Etagencambium die Vermehrung der Initialen stattfindet, keine einheitliche Auffassung. Nach v. Höhnel, Kleinmann und Bailey treten beim Etagencambium nur Radialwände auf; nach Neeff aber sind es auch hier Querwände mit folgendem intracambialen gleitenden Längenwachstum, die den Cambiummantel erweitern, also genau so wie beim ungeschichteten Cambium, jedoch unter der Bedingung, dass ein regulatorisch gelenkter Vorgang dafür sorgt, dass der Etagenbau erhalten bleibt. Was weiter die mehr kurzzelligen ungeschichteten Cambien anbelangt, so liegen darüber gar keine ausführlichen Darstellungen vor.

Ich werde nun versuchen, unter Anwendung der von Klinken gebrauchten Methode, das Verhalten der Initialen beim Dickerwerden der Pflanzen genau zu verfolgen, erstens beim typischen Etagencambium, wie wir das bei den *Papilionaceae* antreffen, zweitens bei einem kurzzelligen ungeschichteten Cambium. Ausserdem werde ich dabei noch einige weniger typische Fälle berücksichtigen.

KAPITEL III.

DIE VERMEHRUNG DER RADIALEN REIHEN IM ETAGENCAMBIUM.

A. DAS ETAGENCAMBIUM IN DER WURZEL VON HERMINIERA ELAPHROXYLON.

1. Anatomischer Bau des Cambiums und des Holzes der Wurzel von Herminiera elaphroxylon, Guill. et Perr. (=Aeschynomene elaphroxylon, Taub =Aedemone mirabilis, Kotschy.)

Aus dem in Kapitel II, S. 658 über die Methode von Klinken Gesagten folgte, dass diese Methode nur dann ganz einwandfreie Resultate bringen kann, wenn kein extracambiales Weiten- und Längenwachstum vorhånden ist. Ausserdem dürfen nicht zu viele oder zu grosse Markstrahlen vorkommen, weil auch dadurch der Etagenbau gestört wird. Es war nun nicht leicht, eine *Papilionacee* zu finden, die in jeder Hinsicht diesen Anforderungen entsprach. Ein sehr geeignetes Objekt habe ich zuletzt gefunden in dem Wurzelholz des Ambatsch, *Herminiera elaphroxylon*, von welcher Pflanze ich sehr schönes Alkoholmaterial aus dem Botanischen Garten zu Buitenzorg empfangen habe.

Die Anatomie ist zum ersten Male von E. Hallier (1859 und 1864) beschrieben worden und auch später Gegenstand vieler Untersuchungen gewesen. Man vergleiche die zusammenfassende Literaturübersicht von Pfeiffer (1926, S. 32). Das Wurzel- und Stammholz dieser Pflanze ist ausserordentlich leicht und gehört zu den sogenannten Schwimm- oder Korkhölzern. Ich werde nun kurz den Bau des Wurzelholzes und dessen Cambium besprechen, mich dabei jedoch auf diejenigen Tatsachen beschränken, die für das Verständnis der Untersuchungen wichtig sind.

Das Cambium zeigt, wie aus Mikrophoto 1 (Tafel I) sehr deutlich hervorgeht, auf dem Querschnitt einen normalen Bau, mit gut entwickelten Radialreihen. Sehr schön sind in den Reihen *aa* und *bb* Verdoppelungen zu beobachten, welche, wie wir oben gesehen haben, durch Teilung der Initialen entstanden sind. In Reihe *bb* haben die so entstandenen zwei Tochterinitialen bast- und holzwärts schon mehrere Tochterzellen abgegeben, während in Reihe *aa* nach der Initialenverdoppelung bis jetzt nur eine Tangentialteilung aufgetreten ist. Mit *Ph.* sind die jungen Bastzellen angedeudet worden, in denen, wie z. B. in

Reihe *bb* zu sehen ist, sehr unregelmässige, oft gebogene, vertikale Teilungswände auftreten, die zur Siebröhrenbildung führen.

Mikrophoto 2 (Tafel I) zeigt das Cambium im Tangentialschnitt. Hier sieht man erstens die gestreckten Cambiumzellen in schönen Etagen übereinander gelagert und durch die typischen Zickzacklinien voneinander getrennt; zweitens stellenweise verteilt, die Markstrahlcambiumzellen in Reihen von meistens 4—5 übereinander, genau sich in die Etagen einreihend, sodass der regelmässige Aufbau nicht im geringsten gestört wird.

Im Radialschnitt erblickt man, wie Fig. 4. zeigt, die Radialreihen, oben und unten von nahezu geraden Linien begrenzt (Vergleich auch Kapitel I, S. 633) und, was für uns sehr wichtig ist, diese geraden Linien gehen unverändert in das Xylem über. Hieraus ergibt sich, wie aus dem in Kapitel I (S. 637) Gesagten hervorgeht, dass extracambiales Längenwachstum fehlt.

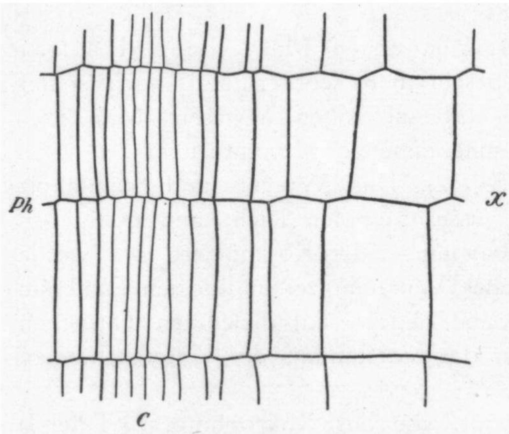


Fig. 4. *Herminiera elaphroxylon.* Radialschnitt durch eine Wurzel. *X.* Xylem, *Ph.* Phloem, C. Cambium. Vergr. 130 X.

Was nun das Xylem anbelangt, so besteht dies fast ganz aus sehr dünnwändigen Ersatzfasern, die in radialer Richtung stark gestreckt sind, was sehr deutlich auf Mikrophoto 3 (Tafel I) sichtbar ist, wenn man den radialen Durchmesser der Cambiumzellen mit demjenigen der Ersatzfasern vergleicht. Auf dem selben Querschnittsbild sehen wir eine

tadellose radiale Anordnung der Elemente, was auch auf Fehlen von extracambialem Weitenwachstum hinweist. Von der radialen Streckung abgesehen gehen also die Cambiumzellen, was die Form betrifft, unverändert in Xylemzellen über, sodass ein Tangentialschnitt durch das Holz ebenso schöne Etagen und Zickzacklinien aufweist wie ein solcher durch das Cambium.

Ausserdem ist an einzelnen Stellen, infolge einer eigentümlichen Anordnung der Ersatzfasern auf dem Querschnitt, die Regelmässigkeit noch grösser geworden. Figur 5 gibt davon ein deutliches Bild. Daraus kann man ersehen, dass die Zellen in tangentialer Richtung wechselweise auf derselben Höhe stehen (z. B. die Zellen *a,a,a,a.*) Auch die Form der Zellen hat sich etwas geändert. Es sind keine rechteckigen Prismen mehr, sondern dadurch, dass die Tangentialwände sich im Vergleich mit diesen selben Wänden im Cambium stark verkürzt haben und der tangentiale Durchmesser in der Mitte der Zellen sich vergrössert hat, sind es nun sechskantige Prismen geworden. In meinem Material war dies, wie gesagt, nur an einzelnen Stellen der Fall; beim Stammxylem dagegen kann diese Regelmässigkeit sehr stark entwickelt sein, wie aus einer Abbildung von Solereder (1899, S. 312, Fig. 60*a*) deutlich hervorgeht.

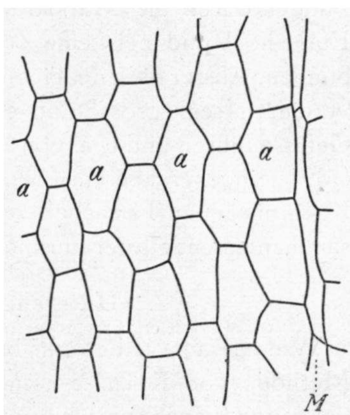


Fig. 5. *Herminiera elaphroxylon.* Querschnitt durch das Holz einer Wurzel. Regelmässige Anordnung der Ersatzfasern. *M.* Markstrahlen. Vergr. 130 X.

In diesem ganz aus Ersatzfasern zusammengesetzten lockeren Gewebe kommen nun stellenweise mehr oder

weniger weit sich ausstreckende schmale Bänder von Libriformfasern vor, welche ein Gefäss oder eine Gefässgruppe einschliessen (Mikrophoto 3, Tafel I). Auch liegen hier, meist an der Grenze dieses Libriformgewebes, wenige durch dünne Querwände gefächterte, kristallführende Holzparenchymfasern. Es ist selbstverständlich, dass in diesen Bändern die ursprüngliche Struktur ganz verschwunden ist, doch glücklicherweise sind sie in der Wurzel nur schwach entwickelt. So ist das neulich entstandene Libriformband (Lf.) in der Nähe des Cambiums auf Mikrophoto 1 (Tafel I) nur eine Zelle breit. In radialer Richtung sind die Bänder durch die Markstrahlen, die wie im Cambium eine Etage hoch und meist eine Zelle breit sind, mit einander verbunden. Ausser diesen kleinen Markstrahlen gibt es auch noch vereinzelt sehr grosse und eigentümlich gebaute, die selbst Gefässe führen und u.a. von Jaensch (1884) und Klebahn (1891) eingehend beschrieben worden sind. Für die genauere Kenntnis dieser Tatsachen verweise ich nochmals auf die zusammenfassende Literaturangabe von Pfeiffer (1926, S. 32).

2. Untersuchungsmethode.

Wie gesagt habe ich bei meinen Untersuchungen die Methode von Klinken angewendet, was also die Anfertigung von Tangentialschnittserien mit sich brachte. Jeder von diesen, von innen nach aussen, also cambiopetal aufeinander folgenden Tangentialschnitten stellt sozusagen ein fixiertes Cambiumbild dar. Man vergleiche übrigens das auf S. 658. über diese Methode Gesagte. Als Untersuchungsobjekt diente eine Wurzel, deren Cambiumradius 12 m.m. lang war. Aus dem Holzteil wurde ein Sektor herausgeschnitten, in der Mitte tangential 3 m.m., vertikal 4 m.m. messend. (Vergl. Fig. 6). Von diesem Holzstück wurde der an das Mark grenzende Teil nicht gebraucht, sodass in radialer Richtung im ganzen 7,8m.m. Holz in Tangentialschnitte zerlegt wurde. Weil es keinen Sinn hat, eine Zelle in mehrere Tangentialschnitte zu zerlegen,

darf die Schnittdicke nur wenig kleiner als der mittlere, radiale Durchmesser der Ersatzfasern sein. Da die Zellen in dieser Richtung sehr lang sind, nämlich 70—100 μ, wurde die Schnittdicke auf 75 μ gestellt, sodass die ganze Strecke von 7,8 m. m. Holz 104 Tangentialschnitte ergab.

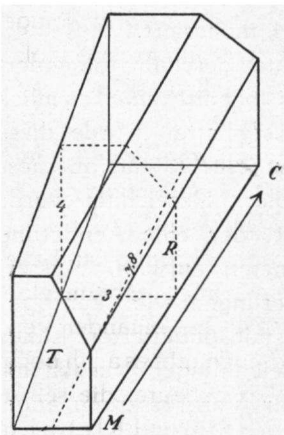


Fig. 6. Schema des in Tangentialschnitte zerlegten keilförmigen Holzblöckschen. *T.* Tangentialfläche, *R.* Radialfläche. Der Pfeil gibt die Richtung an, in der die Schnitte aufeinander folgen. *M.* und *C.* weisen in die Richtung des Markes und des Cambiums.

Weil ich mein Material in Paraffin eingebettet hatte, war ich also gezwungen, Paraffinschnitte von 75 μ anzufertigen, was gelungen ist unter Anwendung eines Schlittenmikrotoms mit schiefgestelltem Messer. Die Schnitte wurden je nacheinander in Xylol, absoluten Alkohol und Wasser gebracht und schliesslich in Glyzerin aufbewahrt. Weil durch diese Manipulationen ein Schnitt leicht falsch orientiert auf den Objektträger kommen könnte, habe ich nach dem Vorbilde Klinkens (1914) den Holzsektor vor dem Schneiden an einer Ecke unter einem Winkel von $\pm$ 45° abgestutzt. Hierdurch wurde es möglich, an jedem Schnitt aussen und innen, rechts und links, oben und unten zu unterscheiden. So waren die Schnitte in meinen Serien richtig orientiert, wenn die abgeschrägte Kante rechts oben war, (Fig. 6).

Färbung war nicht erforderlich. Nur die für mikrophotographische Aufnahmen bestimmten Präparate wurden mit Böhmers Hämatoxylin gefärbt. Von diesen wurden die Quer- und Radialschnitte durch das Cambium nebst Holz und Bast aus freier Hand von Alkoholmaterial hergestellt,

während 10 μ dicke Tangentialschnitte durch das Cambium selbst mit dem Mikrotom van Paraffinmaterial angefertigt worden sind. Die Serienschnitte wurden in cambiopetaler Richtung mit den Zahlen 1 bis 104 numeriert.

Die Untersuchung der Präparate geschah folgendermassen: Nachdem ich im ersten Schnitt eine ziemlich willkürliche Stelle ins Auge gefasst hatte, wurde diese auch in den folgenden Schnitten aufgesucht, und auf diese Weise bis zum letzten (104) verfolgt. Gezeichnet wurde der erste Schnitt und weiter jeder, der eine Aenderung im Vergleich mit dem letztgezeichneten aufwies. Ausserdem sind die aufgetretenen Aenderungen wie „künftige" auch im vorhergehenden Schnitt mit punktierten Linien eingezeichnet worden. Sämtliche Zeichnungen wurden mit der Camera lucida bei 260-maliger Vergrösserung angefertigt, wobei nur die Umrisse der Zellen angegeben wurden. Die Reproduktionen sind auf die Hälfte verkleinert worden; in diesen ist also die Vergrösserung eine 130-malige.

3. Die Vermehrung der radialen Reihen.

Wir wollen jetzt mit einer Betrachtung des ersten, also am meisten vom Cambium entfernten Tangentialschnittes anfangen. (Fig. 7, 1). Dort sehen wir nebeneinander die vier Zellen 1, 2, 3 und 4, die zusammen einen Teil einer nicht weiter gezeichneten Etage bilden. Zur Linken dieser vier Zellen liegt ein fünfzelliger Markstrahl, der zu derselben Etage gehört. Ausserdem sind auch die Zellen der über- und unterliegenden Etagen teilweise angegeben worden. [1])

Wie gesagt, deuten die punktierten Linien auf Aenderungen hin, die in der folgenden Zeichnung auftreten werden. So sehen wir, dass Zelle 3 sich durch eine radiale Teilungswand in zwei nebeneinander liegende Tochterzellen teilen

[1]). Dass dieselbe Zelle in den aufeinander folgenden Zeichnungen oft verschiedene Breiten hat, wird von der u.a. in Fig. 5 abgebildeten dann und wann auftretenden Form der Zellen herbeigeführt.

wird, was denn auch in Schnitt 3 in der Tat geschehen ist, wo wir statt Zelle 3 die zwei Tochterzellen 3 und 3a wiederfinden. Lassen wir nun vorläufig die Zelle 4 ausser Betracht, so finden wir in Schnitt 6 die Zellenzahl ungeändert. Dort deuten aber die punktierten Linien u.a. in den Zellen x und y wieder darauf hin, dass in diesen Zellen radialsenkrechte Wände auftreten werden, die zur Verdoppelung dieser Zellen führen müssen. Schnitt 9 zeigt uns als Resultat die Zellen x' und x^2, y' und y^2.

Die Anwesenheit dreier punktierter Linien in Schnitt 6 soll nicht besagen, dass in drei Zellen gleichzeitig eine Radialwand auftreten wird. So hatte sich Zelle x im folgenden, also siebenten — nicht gezeichneten — Schnitt schon geteilt, während Zelle y noch ungeteilt war. Es war aber nicht tunlich, alle Schnitte, in denen eine Aenderung zu beobachten war, reproduzieren zu lassen. Darum sind mehrere Schnittzeichnungen fortgelassen worden und es wurde erst wieder eine Zeichnung zur Reproduktion ausgewählt, wenn in dieser, im Vergleich mit der letzten, mehrere Aenderungen aufgetreten waren.

Lassen wir nun weiter die über- und unterliegenden Etagen ausser Betracht und verfolgen wir nur die Zellen 1, 2, 3 und deren Abkömmlinge, so sehen wir in Schnitt 26 in Zelle 1 wieder eine punktierte Linie, und in Schnitt 30 die zwei durch die Radialteilung entstandenen Tochterzellen 1 und 1a. Dasselbe wiederholt sich noch zweimal in Fig. 8, wenn in den Schnitten 36—38 die Zelle 2 sich in 2 und 2a und in den Schnitten 38—41 die Zelle 3 sich in 3 und 3b teilt.

Von Schnitt 53 an (also Fig. 9) sind, ausgenommen an einigen später zu besprechenden Stellen, die künftigen Aenderungen nicht mehr durch punktierte Linien angegeben worden, weil ich zwecks Raumersparnis aus dem zweiten Teil der Schnittserie nur einzelne Zeichnungen ausgewählt habe. Ich habe aber auch diese Schnitte Stück für Stück

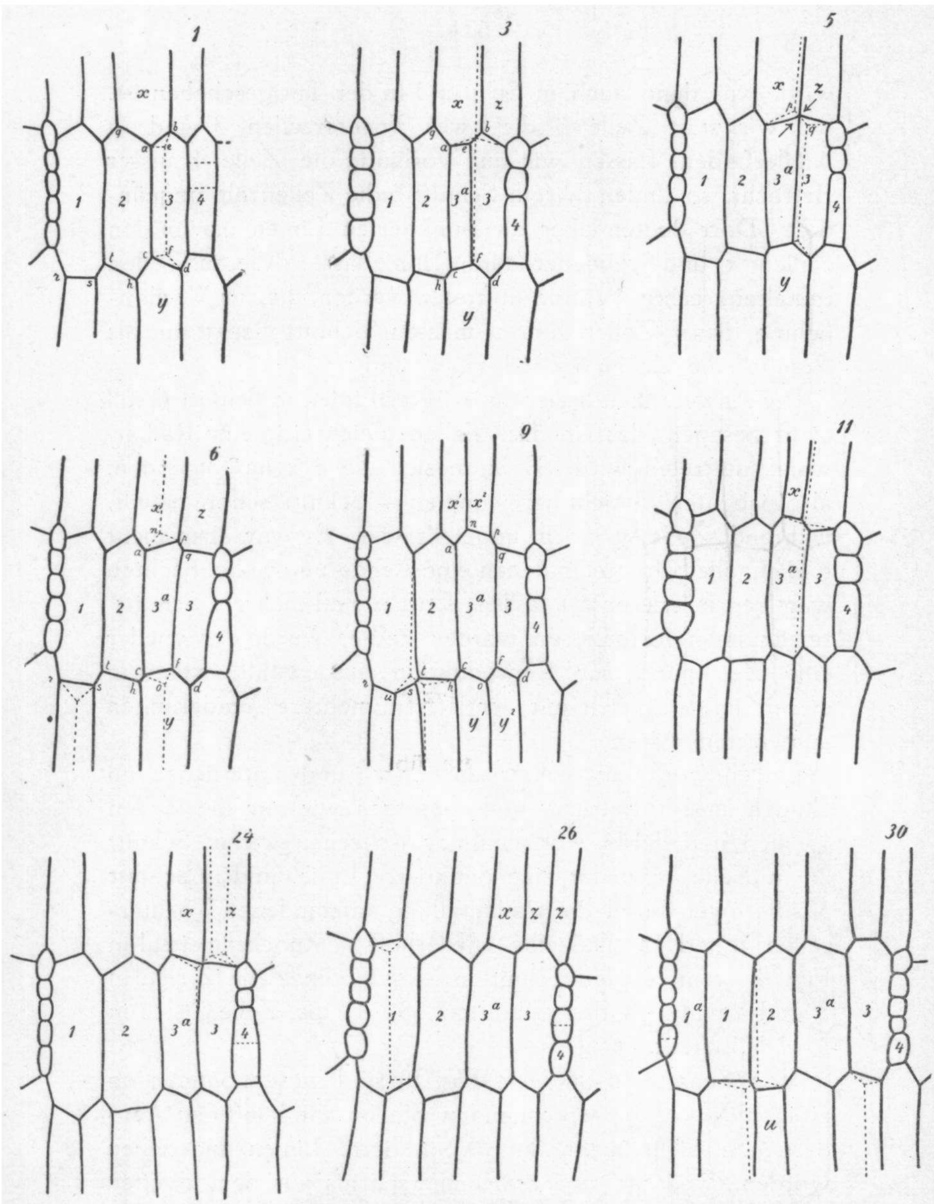


Fig. 7. *Herminiera elaphroxylon.* Tangentialschnittserie durch das Wurzelholz. Schnitt 1—30. Vergr. 130 ×.

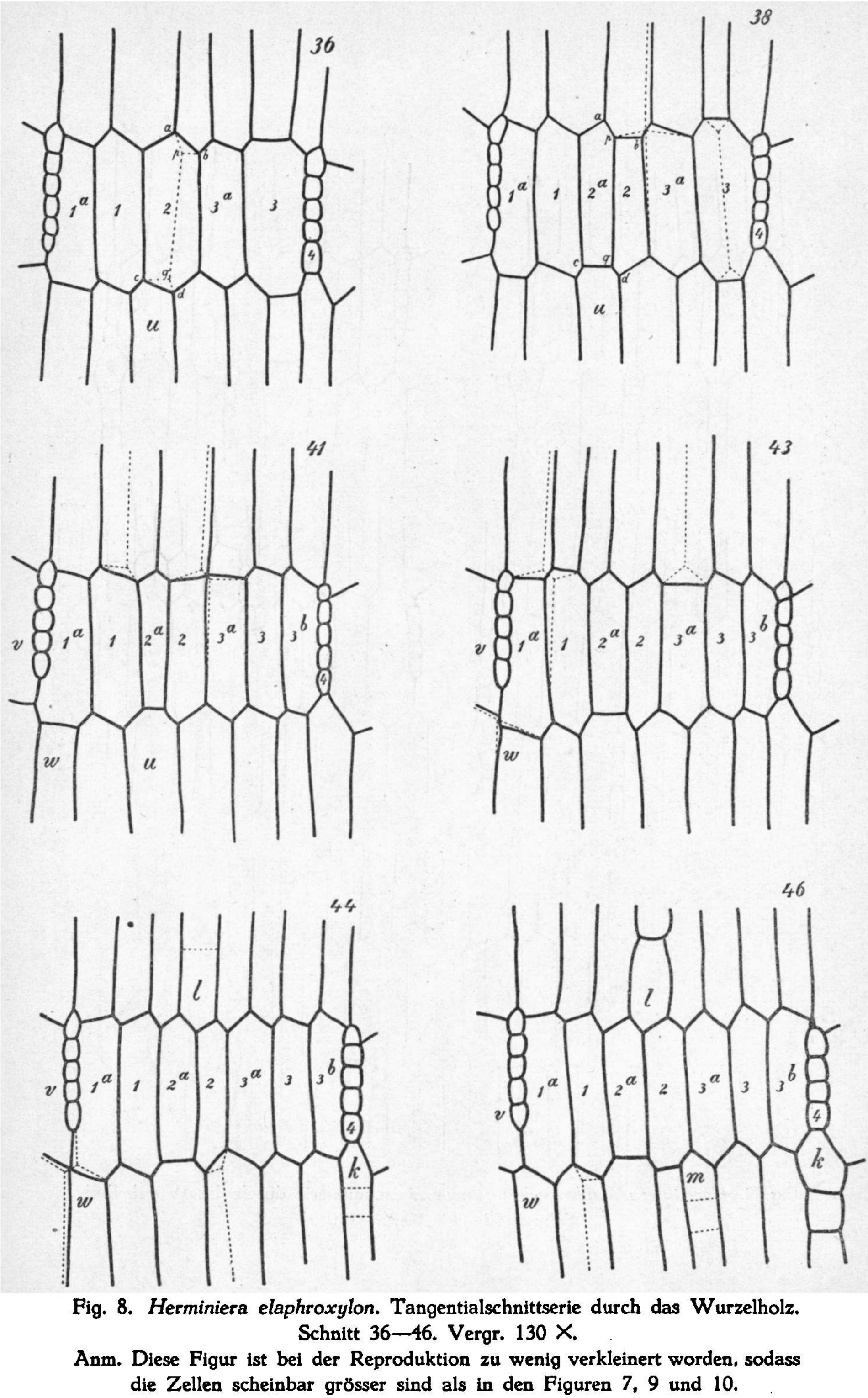


Fig. 8. *Herminiera elaphroxylon.* Tangentialschnittserie durch das Wurzelholz. Schnitt 36—46. Vergr. 130 ×.

Anm. Diese Figur ist bei der Reproduktion zu wenig verkleinert worden, sodass die Zellen scheinbar grösser sind als in den Figuren 7, 9 und 10.

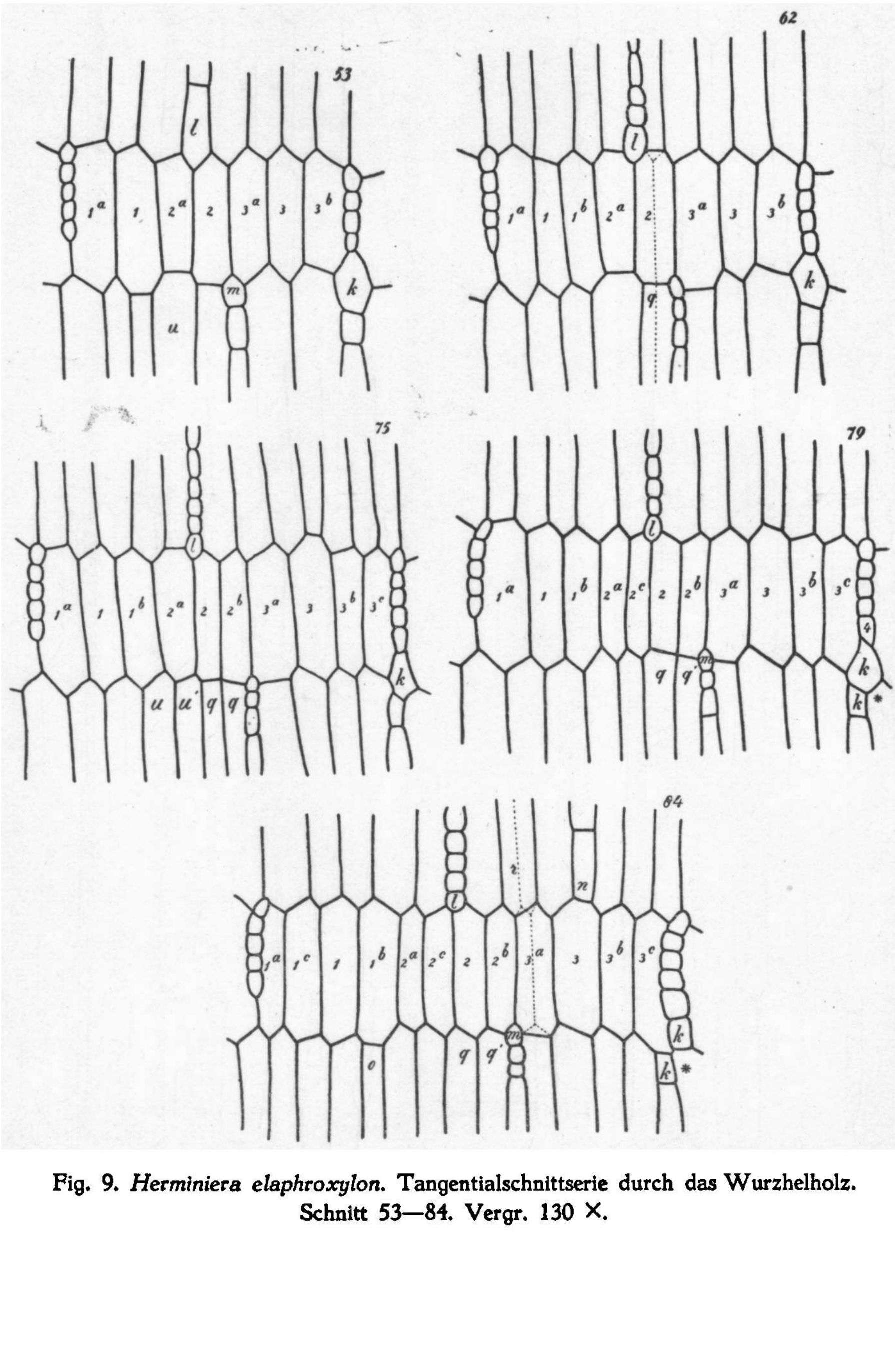


Fig. 9. *Herminiera elaphroxylon*. Tangentialschnittserie durch das Wurzelholz. Schnitt 53—84. Vergr. 130 ×.

durchgesehen, alle Aenderungen notiert, und von sehr vielen Zwischenstadien Zeichnungen angefertigt.

In Fig. 9 sind nun folgende, durch radiale Teilungswände verursachte Zellverdoppelungen zu finden.

Schnitt 53—62: Zelle 1 in 1 und lb;

Schnitt 62—75: Zelle 2 in 2 und 2b; Zelle 3b in 3b und 3c;

Schnitt 75—79: Zelle 2a in 2a und 2c;

Schnitt 79—84: Zelle la in la und lc;

Schnitt 84—104 (Fig. 10): Zelle lb in lb und ld, Zelle 3a in 3a und 3d.

Ein Vergleich des letzten Schnittes (104) mit dem ersten

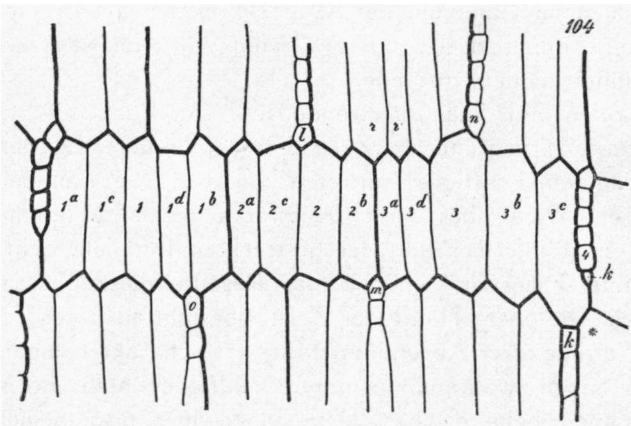


Fig. 10. *Herminiera elaphroxylon.* Letzter Tangentialschnitt (Schnitt 104) durch das Wurzelholz. Die ursprünglichen, schon im ersten Schnitt vorhandenen Zellkonturen sind mit dicken Umrissen angegeben worden. Vergr. 130 ×.

zeigt uns, dass, wenn wir nur die Elemente 1, 2 und 3 berücksichtigen, die Zahl der nebeneinander liegenden Zellen von 3 auf 14 gestiegen ist. Um diese zwei Schnitte leicht miteinander vergleichen zu können, sind im letzten die ursprünglichen, schon im ersten Schnitt vorhandenen Zellen mit dicken Umrissen angegeben worden.

Also, in diesen ursprünglichen Zellen 1, 2 und 3 sind

beziehungsweise 4, 3 und 4 Teilungen aufgetreten, was unter Berücksichtigung des in Kapitel II, S. 658. über die Methode von Klinken Gesagte, darauf hinweist, dass sich, während des Wachstums des in den Schnitten 1—104 zerlegten Gewebestückes, in demjenigen Teil des Cambiums, aus dem sämtliche mit 1, 2 und 3 numerierte Zellen hervorgegangen sind, elfmal eine gestreckte Initiale durch eine radialsenkrechte Teilungswand in zwei nebeneinander liegende Tochterinitialen geteilt hat. Infolgedessen hat dieser Teil des Cambiummantels sich fast um das vierfache verbreitert.

Es ergibt sich also: "Die Vermehrung der gestreckten Initialen im Cambium der Wurzel von *Herminiera elaphroxylon* kommt durch das Auftreten von radialsenkrechten Teilungswänden zustande."

Treten nun nie Querwände auf? Ein Blick auf Schnitt 1 (Fig. 7.) zeigt uns in Zelle 4 zwei punktierte Querlinien, die auf ein künftiges Auftreten von zwei Querwänden hinweisen. Dass aber diese Querwände nichts zu tun haben mit einer Vermehrung der gestreckten Initialen, geht aus Schnitt 3 hervor, wo wir das Resultat dieser Teilungen sehen. Die obere Hälfte der Zelle 4 besteht aus zwei Zellen, die infolge ihrer Abrundung Markstrahlcharakter angenommen haben, während die untere Hälfte noch ihr normales Aussehen behalten hat. Wir haben hier also tatsächlich mit der in Kapitel I (S. 641) unter A. 3 genannten Erscheinung zu tun, d. h. mit dem Uebergang von gestreckten Initialen in Markstrahlinitialen.

Verfolgen wir diese Zelle 4 weiter, so bleibt sie ziemlich lange in demselben Zustand, aber in Schnitt 24 gibt eine punktierte Linie wieder eine künftige Querteilung, diesmal in der unteren noch ungeteilten Hälfte an, und so ist in Schnitt 26 ein vierzelliger Markstrahl entstanden. Doch auch hier ist wieder eine künftige Aenderung angegeben worden, wodurch schliesslich in Schnitt 30 der Markstrahl fünfzellig geworden ist.

In demselben Schnitt 30 deutet eine punktierte Linie in der untersten Zelle des linken Markstrahles auf eine künftige Querteilung dieser Zelle hin, wodurch dieser Markstrahl in Schnitt 36 (Fig. 8) sechszellig geworden ist. Doch lange dauert dies nicht; die unterste sechste Zelle verschwindet ziemlich plötzlich, wie aus Schnitt 38 hervorgeht.

Bis Schnitt 44 (Fig. 8) bleibt nun das Markstrahlenbild unverändert. In diesem Schnitt aber sind in den Zellen k und l wieder künftige Querteilungen angegeben worden. Schnitt 46 zeigt uns die entstandenen Querwände. Auch hier sind die unteren Zellhälften ungeteilt geblieben. Auch in Zelle m werden zwei Teilungswände die Markstrahlbildung einleiten. Auffallend ist das Schwinden der obersten Zelle des aus Zelle 4 entstandenen Markstrahles. Betrachten wir nun den letzen (104.) Schnitt (Fig. 10), so sehen wir, dass Markstrahl l seine endgültige Form angenommen hat, während von m noch immer die untere Hälfte ungeteilt geblieben ist. Ausserdem sind auch die Zellen n und o Markstrahlen geworden, d. h. o nur noch in ihrer oberen Hälfte.

Ich will nun über die Markstrahlentwicklung nicht viel mehr sagen; nur über Markstrahl 4 noch einige Worte. Wir haben schon gesehen, dass dieser durch das Schwinden der oberen Zelle vierzellig geworden ist, und dass er an seiner unteren Seite von dem im Entstehen begriffenen Markstrahl k berührt wird (Fig. 9, 53). In Schnitt 75 hat sich die oberste Zelle wieder geteilt und der fünfzellige Zustand ist also wieder hergestellt. Merkwürdig ist nun das Los der zwei Zellen k (Fig. 9, 79). Zelle 3c und die mit einem Sternchen markierte Zelle wachsen einander entgegen und gleiten dabei zwischen den zwei mit k angedeuteten Zellen hindurch, bis sie einander berühren, was zu gleicher Zeit eine gegenseitige Trennung der Zellen k zur Folge hat (Schn. 84). In Schnitt 104 (Fig. 10) ist dies noch weiter fortgeschritten und ausserdem ist die obere Zelle k viel kleiner geworden. Der Markstrahl 4 besteht

nun wieder aus sechs Zellen, doch wird er höchstwahrscheinlich, durch das Verschwinden der Zelle k, bald wieder in den fünfzelligen Zustand übergehen.

Die Initialen der sekundären Markstrahlen entstehen also durch Querteilung der gestreckten Initialen in mehrere übereinander gelagerte Tochterinitialen.

Diese Querteilung vollzieht sich nun meist in zwei Etappen; erst teilt sich eine Hälfte der zur Markstrahlbildung bestimmten Zelle, und über kurz oder lang auch die andere Hälfte. An Tangentialschnitten, von denen bekannt war, welche Seite die basale und welche die apikale war, konnte konstatiert werden, dass, mit Ausnahme sehr vereinzelter Fälle, immer erst die apikale Hälfte sich in Markstrahlinitialen umwandelt und nachher die basale. Daraus geht also hervor, dass in meinen sämtlichen Zeichnungen die obere Seite die apikale, also die nach der Wurzelspitze gekehrte Seite, und die Unterseite die basale, also die nach dem Stengel gekehrte Seite der Wurzel, darstellt.

Fassen wir das über die Markstrahlen Behandelte zusammen, so ergibt sich Folgendes: "In den gestreckten Initialen des Cambiums der Wurzel von *Herminiera elaphroxylon* treten dann und wann auch Querwände auf, die jedoch nichts zu schaffen haben mit einer Vermehrung dieser Initialen, sondern zu einer Umwandlung in Markstrahlinitialen führen." Abgesehen von vereinzelten Unregelmässigkeiten, wie diese z. B. bei der Entwicklung der Zelle k (Schn. 75—104) beschrieben worden sind, bleibt die regelmässige Etagenstruktur während des Auftretens der vielen Zellteilungen völlig erhalten.

4. Genauere Untersuchung der Teilungsvorgänge in Bezug auf die typische Zellform der gestreckten Initialen.

Es bleibt nun aber noch ein wichtiger Punkt zu besprechen übrig, d.h. das Verhalten der für das Etagencambium so

typischen, durch die Zellform bedingten Zickzacklinien während der Teilungsvorgänge. Wir haben gesehen, dass die Teilung der Initialen in nebeneinander liegende Tochterinitialen durch das Auftreten von radialsenkrechten Wänden zustande kommt, dass also die Ansichten von Bailey (1923) über diesen Gegenstand bestätigt worden sind. Treten diese Teilungswände nun auch wirklich so auf wie Bailey das in seiner schematischen Figur 2 angibt (Vergl. Fig. 11), also durch eine Teilungswand, die von der Spitze des oberen dachförmigen Endes bis zur Spitze des unteren Endes läuft? Aber dann muss man sich fragen wie es möglich ist, dass die zwei Tochterzellen auch wieder gleich zweiseitig dachförmig zugespitzte Enden haben; m.a.W. wie entstehen bei einer Radialteilung aus einem normalen dachförmigen Ende die zwei nebeneinander liegenden dachförmigen Enden der Tochterzellen?

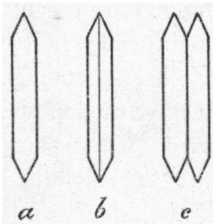


Fig. 11. Radialteilung einer gestreckten Initiale eines Etagencambiums nach Bailey, 1923.

Weil auch von diesen in den Initialen aufgetretenen Aenderungen durch das Abgeben von Holzzellen dann und wann ein Stadium sozusagen fixiert worden ist, kann man auch nun wieder aus den in den Tangentialschnitten festgelegten Bildern den wirklichen Entwicklungsvorgang dieser Erscheinung rekonstruieren. Fangen wir an mit Schnitt 1 (Fig. 7), so haben wir gesehen, dass die Zelle 3 sich durch eine radialsenkrechte Wand in zwei Zellen geteilt hat. Die auftretende Wand setzt sich nun nicht in den Punkten *b* und *d* an [1], sondern an irgend einer Stelle in den Flächen *ab* und *cd*. Diese Ansatzstellen werden nun von der neuen Teilungswand gleichsam etwas nach

[1]) Bequemlichkeitshalber spreche ich von Punkten; in Wirklichkeit sind es aber in radialer Richtung laufende Linien, die im Tangentialschnitt wie Punkte aussehen.

der Mitte der sich teilenden Zelle gezogen, sodass die geraden Flächen *ab* und *cd* in die gebrochenen Flächen *aeb* und *cfd* übergehen. Dieser mit punktierten Linien angedeutete Endzustand, ist in Schnitt 3 tatsächlich aufgetreten. Das Resultat sind also zwei Tochterzellen, von denen die rechte (Zelle 3) oben und unten ein normales dachförmiges Ende bekommen hat, während die linke (Zelle 3a) eine ganz andere Form hat und oben und unten nur von den horizontalen Flächen *ae* und *cf* begrenzt wird. Gleichzeitig sind dadurch die dachförmigen Enden *gab* der Zelle x und *hcd* der Zelle y in die trapezähnlichen Enden *gaeb* und *hcfd* (Schn. 3) umgewandelt worden.

Weil am oberen Ende eine später zu behandelnde Komplikation auftritt, will ich vorläufig nur das untere Ende weiter verfolgen. Die Regelmässigkeit der aus ineinandergreifenden dachförmigen Zellenden bestehenden Zickzacklinie ist also durch das Auftreten eines trapezförmigen Zellendes gestört worden. Wie diese Unregelmässigkeit wieder beseitigt wird, geht aus Schnitt 6 hervor. Dort sehen wir noch immer das trapezförmige Ende *hcfd*. Aber wir sehen auch, dass die Zelle y sich durch eine radiale Wand in Zwei nebeneinander liegende Zellen teilen wird. Diese Teilungswand setzt sich nun in der Mitte der Fläche *cf* an, und auch hier wieder wird der Angriffspunkt o gleichsam etwas nach der Mitte der Zelle gezogen, wodurch die gerade Fläche *cf* in die gebrochene Fläche *cof* übergeht. Das Resultat erblicken wir in Schnitt 9, wo sehr deutlich zu sehen ist, wie sich das trapezförmige Ende *hcfd* in die zwei nebeneinander liegenden dachförmigen Enden *hco* und *ofd* verwandelt hat, sodass nicht nur die zwei Tochterzellen y und y′, sondern auch die Zelle 3a wieder ein normales Zellende haben, und dadurch auch die Zickzacklinie an dieser Stelle wieder ganz ihr regelmässiges Aussehen zurückbekommen hat.

Weil es nun beim Auftreten der radialen Teilungswände

in Bezug auf die Zellform viele Möglichkeiten gibt, welche tatsächlich nur Modifikationen eines einheitlichen Teilungsmodus sind, will ich, weil sich diese weniger deutlich unmittelbar aus den Schnittzeichnungen hervorheben lassen, mit einer Besprechung dieser Tatsachen an Hand der in Fig. 12 dargestellten schematischen Figuren anfangen.

Wenn wir die Form der Zellen im Xylem und im Cambium etwas genauer betrachten, so stellt sich heraus, dass die zweiseitig dachförmig zugespitzten Enden selten sozusagen gleichschenklig sind, sondern fast immer die eine der zwei schiefen Endflächen grösser ist als die andere. Eine Zelle, bei der die rechte obere und rechte untere Endfläche grösser ist als die linke entsprechende Fläche, ist bei IA abgebildet worden, wo in Zelle *abcdef* die Flächen *bc* und *ef* die grösseren, *ab* und *de* die kleineren sind. Von den Nachbarzellen der über- und unterliegenden Etagen sind — mit dünnen Linien — nur die Enden angedeutet worden. Wie schon gesagt läuft bei einer eventuellen Längsteilung die auftretende radiale Teilungswand nie von der einen Zellspitze zu der anderen, verbindet also in IA nicht die Punkte *b* und *e* miteinander, sondern setzt sich an in den Punkten *p* und *q* der grösseren Endflächen. Diese zwei Punkte werden nun sozusagen von der neuen Teilungswand etwas nach der Mitte der sich teilenden Zelle gezogen, sodass die geraden Flächen *bc* und *ef* in die geknickten Flächen *bpc* und *eqs* übergehen (IB). Das Resultat ist eine normale Tochterzelle *abpdeq* und eine oben und unten nur von den einfachen Querwänden *pc* und *qf* begrenzte Tochterzelle *pcqf*. Ausserdem sind durch diese Umwandlung von *bc* und *ef* in *bpc* und *eqf* die dachförmigen Enden *bcg* und *efh* (IA) der über- und unterliegenden Nachbarzellen in die trapezförmigen Enden *bpcg* und *eqfh* (IB) übergegangen.

Es ist also eine Störung der Zickzacklinien aufgetreten, doch diese wird wieder ganz beseitigt dadurch, dass auch

in diesen Nachbarzellen mit trapezförmigen Enden radiale Teilungswände auftreten, die sich nun in den Punkten *r* und *s* der horizontalen Flächen *pc* und *qf* dieser Enden ansetzen (IB). Denn auch diese Ansatzstellen werden wieder von den neuen Teilungswänden sozusagen etwas nach der Mitte der sich teilenden Zellen gezogen, sodass die geraden

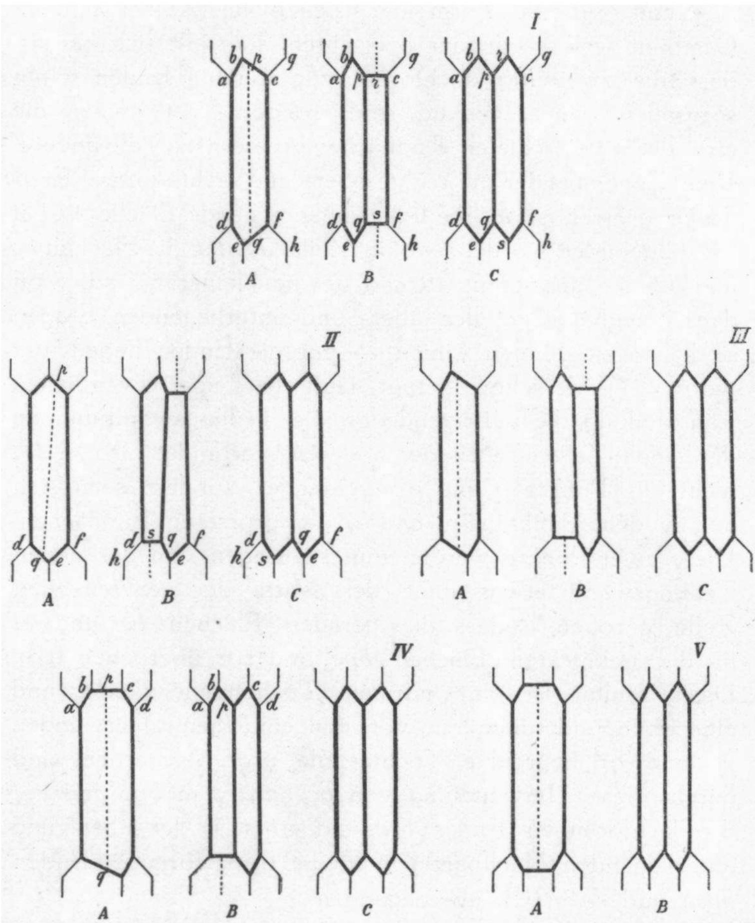


Fig. 12. Schematische Darstellungen der bei der Radialteilung der Initialen im Cambium der *Herminiera elaphroxylon* auftretenden Umwandlungen.

Flächen *pc* und *qf* in die gebrochenen Flächen *prc* und *qsf* (IC) übergehen. Auf diese Weise hat auch die Zelle *pcqf* (IB) normale dachförmige Enden bekommen (IC), während ausserdem das trapezförmige Ende *bpcg* in die normalen dachförmigen Enden *bpr* und *rcg*, das Ende *eqfh* in *eqs* und *sfh* umgewandelt worden ist (IC).

In diesem unter I dargestellten Falle, hatten wir angenommen, dass die rechten Endflächen der dachförmigen Enden grösser wären als die linken. Dies ist nun nicht immer so. Sind in IIA die dachförmigen Enden wirklich sozusagen gleichschenklig? Doch auch dann verbindet die neue Teilungswand nicht die Spitzen der dachförmigen Enden miteinander, sondern läuft von einem Angriffspunkt in der rechten oder linken Endfläche oben nach einem Punkt in der entgegengesetzten Endfläche unten, sodass diese Wand eine ausgesprochen schiefe Stellung hat. So werden in IIA die Punkte *p* und *q* miteinander verbunden.

Im oberen Ende dieser Zelle vollzieht sich die Teilung genau so wie in IA, B und C, weshalb ich hier die Buchstaben ausgelassen habe. Im unteren Ende ist es nun nicht die rechte Endfläche, die infolge der Teilung gebrochen wird, sondern die linke (*de*), welche dadurch, dass der Punkt *q* sozusagen etwas nach der Mitte der Zelle gezogen wird, in die gebrochene Fläche *dqe* übergeht (IIB). Das Resultat ist, dass zwei Tochterzellen entstanden sind, welche beide ein normales dachförmiges Ende besitzen, während die anderen Enden aus nur horizontalen Querwänden bestehen. Auch nun sind wieder, infolge dieser Teilungserscheinungen in zwei Nachbarzellen die dachförmigen Enden in trapezförmige Enden umgewandelt (IIB) und ist dadurch auch die Zickzacklinie gestört worden. Auch hier wird die normale Regelmässigkeit wieder hergestellt durch das Auftreten von Teilungswänden in diesen von trapezförmigen Enden begrenzten Nachbarzellen. Für die obere Nachbarzelle vergleiche man Schema I, in der unteren

setzt sich die neue Wand in dem Punkt *s* an (IIB), wodurch auf die besprochene Weise ein Übergang der geraden Fläche *dq* in die gebrochene Fläche *dsq* verursacht wird, sodass dann beide Zellen ein dachförmiges Ende bekommen haben (IIC).

Ein schönes Beispiel dieser in II dargestellten Teilungsweise gibt uns Schnitt 36 (Fig. 8). Dort sehen wir, wie Zelle 2 sich durch eine radiale Wand teilt, welche deutlich schief angelegt wird durch das Angreifen in den Punkten *p* und *q* der Endflächen *ab* und *cd*. Das Resultat zeigt Schnitt 38, wo wir — durch eine noch etwas schief zur Radialebene gestellte Wand voneinander getrennt — die zwei Tochterzellen 2 und 2a sehen, beide mit nur einem normalen Ende. An der oberen Seite tritt nun wieder die noch zu behandelnde Komplikation auf; an der Unterseite bleibt das nur aus der Querwand *cq* bestehende Ende der Zelle 2a sehr lang erhalten, weil die Nachbarzelle u, mit ihrem infolge der Teilung von Zelle 2 entstandenen trapezförmigen Ende, sich erst in Schnitt 75 (Fig. 9) teilt in u und u'. In allen gezeichneten Schnitten zwischen 38 und 75 kann man die horizontale Endfläche der Zelle 2 und das trapezförmige Ende der Zelle u unverändert wiederfinden.

Auf dieselbe Weise wie die Zelle in IIA, teilt sich auch die in Schema III (Fig. 12) dargestellte Zelle. In IIIA sehen wir, dass die rechte Endfläche oben und die linke Fläche unten grösser ist als die zwei übrigen Flächen. Der einzige Unterschied vom Schema II ist, dass in III die neue Teilungswand genau vertikal angelegt wird, während diese in II etwas schief zur Radialebene geneigt war.

Schema IV bezieht sich auf eine Zelle, deren oberes Ende sich, durch das Auftreten einer Teilung in einer der zwei sich dort befindenden Nachbarzellen, in das trapezförmige Ende *abcd* umgewandelt hat. Das untere Ende ist normal zweiseitig dachförmig zugespitzt. Wenn in dieser Zelle eine Teilungswand auftritt, setzt diese sich oben an in

dem Punkt *p* der horizontalen Fläche *bc* des trapezförmigen Endes, unten in dem Punkt *q* der linken Endfläche. Auch nun werden diese zwei Ansatzstellen von der neuen Wand sozusagen etwas nach der Mitte der Zelle gezogen, sodass die gerade Fläche *bc* in die gebrochene Fläche *bpc* (IVB) übergeht. Was die Unterseite anbelangt, so vergleiche man dafür Schema II und III. Das Resultat sind zwei Tochterzellen, jede mit einem normalen dachförmigen Oberende (*abp* und *pcd*), während unten die linke Zelle nur eine horizontale Endfläche besitzt. Durch das Auftreten einer Teilungswand in der an diese horizontale Wand grenzenden Zelle wird auch dieses Unterende in ein normales dachförmiges Ende umgewandelt.

Schliesslich zeigt Schema V uns eine Zelle, die infolge des Auftretens radialer Zellteilungen sowohl in einer oberen als auch in einer unteren Nachbarzelle zwei trapezförmige Enden bekommen hat (VA). In dieser Zelle braucht nur eine, die horizontalen Flächen verbindende, radiale Teilungswand aufzutreten, um zwei normale, mit dachförmigen Enden versehene Tochterzellen entstehen zu lassen.

Ein schönes Beispiel der letzten Tatsache zeigt uns Schnitt 38 (Fig. 8), wo in Zelle 3, die oben und unten ein trapezförmiges Ende besitzt, eine radiale Teilungswand auftreten wird, die auf die schon öfters besprochene Weise die in den horizontalen Flächen liegenden Ansatzstellen sozusagen etwas nach der Mitte der Zellen ziehen wird. In Schnitt 41 sehen wir als Resultat die zwei Tochterzellen 3 und 3b, beide oben und unten mit dachförmigen Enden.

Es tritt nun in den in Figur 12 dargestellten Teilungserscheinungen ziemlich oft eine Komplikation auf, die, obgleich im Wesentlichen die gegebenen Darstellungen dadurch nicht geändert werden, dennoch wichtig ist, weil hierdurch die in Schema I—IV behandelten Teilungsstadien nicht mehr ohne Weiteres in den aufeinander folgenden Schnitten wiederzufinden sind. Ich kann auch diese Tatsache

wieder am besten mit Hilfe einiger Schemata erläutern. In Fig. 13a ist die Stelle dargestellt worden, wo vier Zellen (1, 2, 3 und 4) aneinander grenzen. Zelle 1 und 3 haben normale dachförmig zugespitzte Enden, Zelle 4 ein trapezförmiges Ende und Zelle 2 nur eine horizontale Endfläche. Man kann sich diesen Zustand dadurch entstanden denken, dass Zelle 1 und 2 durch Radialteilung aus *einer* Zelle entstanden sind, welche ein dachförmiges Ende *abc* hatte, von dem die gerade Fläche, infolge des Angreifens der neuen Teilungswand in Punkt *p*, sich in die gebrochene Fläche *bpc* umgewandelt hat. Den in Fig. 12 behandelten Teilungsweisen gemäss, würde nun in Zelle 4 eine radiale

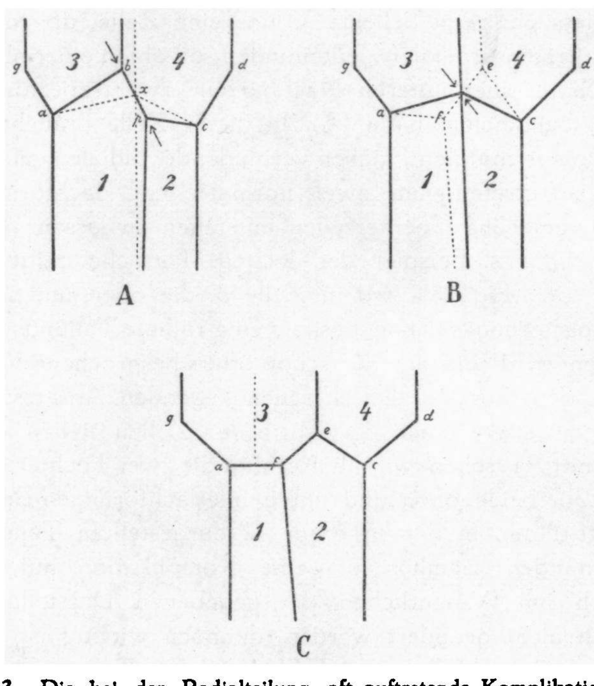


Fig. 13. Die bei der Radialteilung oft auftretende Komplikation schematisch dargestellt. In A wachsen Zelle 2 und 3 einander entgegen, in B stossen sie aufeinander, in C berühren sie einander längs der Fläche *fe*.

Teilungswand auftreten müssen, wodurch die Fläche *pc* in der die neue Wand sich ansetzen würde, in eine gebrochene Fläche übergehen würde, u. s. w.

Dies geschieht nun nicht immer, sondern es kann vorkommen, dass eine junge Tochterzelle wie Zelle 2 in Fig 13a, also eine Zelle mit einer horizontalen Endfläche, anfängt auszuwachsen und sich dabei zwischen zwei Nachbarzellen hineinschiebt. So sehen wir, dass Zelle 2 in der Richtung des Pfeiles auswächst, sich zwischen die Zellen 1 und 4 hineindrängt, und dass gleichzeitig auch die Zelle 3 in der durch einen Pfeil angegebenen Richtung der Zelle 2 entgegenzuwachsen anfängt, bis sie in Punkt *x* zusammentreffen. Dieser Zustand ist in A mit punktierten Linien angegeben worden, und in B wirklich aufgetreten. Doch damit ist das Wachstum der Zellen 2 und 3 noch nicht beendet; sie wachsen in der Richtung der Pfeile (B) noch weiter, sodass sie sich längs der Fläche *fe* gegeneinander abzuplatten anfangen. Das Endresultat zeigt C, wo wir sehen, dass die ursprüngliche, die Zellen 3 und 4 trennende Fläche *bp* (Fig. 13A) ganz verschwunden ist und von der annähernd senkrecht zu dieser stehenden, die Zellen 2 und 3 trennenden Fläche *fe* ersetzt worden ist. Ausserdem hat die Zelle 1 eine horizontale Endfläche, die Zelle 3 ein trapez-förmiges Ende und die Zellen 2 und 4 normale dachförmige Enden bekommen. Das trapezförmige Ende *gafe* der Zelle 3 wird nun auf die früher besprochene Weise, durch das Auftreten einer in der horizontalen Fläche *af* sich ansetzenden Radialwand, in zwei, die neuentstandenen Tochterzellen abschliessende, normale dachförmige Zellenden umgewandelt werden.

Kehren wir nach diesen Erörterungen wieder zu den Tangentialschnittzeichnungen zurück, und fangen wir an mit Schnitt 1 (Fig. 7), dann sehen wir, wenn wir Zelle 4 ausser Betracht lassen, weil diese schon im folgenden Schnitt (3) Markstrahl geworden ist, dass die Zellen 1, 2

und 3 zu beiden Seiten dachförmige Enden haben und dadurch der aus diesen drei Zellen bestehende Teil der Etage oben und unten von einer regelmässigen Zickzacklinie begrenzt wird. [1]) Durch die radiale Teilung der Zelle 3, treten in Schnitt 3 in der oberen und unteren Zickzacklinie durch die Entstehung der trapezförmigen Enden *gaeb* und *hcfd*, Störungen auf, deren Entstehung schon früher (S. 680) ausführlich besprochen wurde.

Die junge Tochterzelle 3a behält nun aber nicht lange dieselbe Gestalt, sondern fängt auf die in Fig. 13 dargestellte Weise an auszuwachsen in der Richtung der Zelle z, wobei sie sich zwischen die Zellen x und 3 hineinschiebt. Ihrerseits wächst nun Zelle z der auswachsenden Zelle 3a entgegen, bis sie etwa in der Mitte der ursprünglichen Fläche *eb* aufeinander stossen. Dieser Zustand ist in Schnitt 3 mit punktierten Linien angegeben worden, und in Schnitt 5 auch wirklich aufgetreten. Beide Zellen wachsen nun in der von den Pfeilchen angegebenen Richtung weiter und platten sich gegeneinander ab. Infolgedessen entsteht die mit punktierten Linien angegebene neue Trennungfläche *pq*, die wir in Schnitt 6 wiederfinden können. Zelle 3a hat nun ein normales dachförmiges Ende bekommen, während Zelle 3 oben nur durch eine horizontale Fläche abgeschlossen wird.

Weil es keinen Sinn hat, alle stattfindenden Aenderungen ausführlich zu beschreiben, so werde ich mich auf eine kurze Aufzählung der in jedem Schnitt aufgetretenen Anderungen beschränken. Dabei wird erstens die Nummer des Schnittes, in dem eine Anderung mit punktierten Linien angegeben worden ist, zweitens die Nummer des Schnittes, in dem diese Aenderung aufgetreten ist, angegeben werden. Also:

Schnitt 6—9 (Fig. 7): Zelle 1 bekommt infolge einer Radialteilung der unterliegenden Zelle ein trapezförmiges Ende *rust*. In Zelle 3a wird das

[1]) Dadurch, dass der linke Markstrahl unten etwas kürzer als die Etage ist, hat Zelle 1 ein etwas anormales Unterende. Am besten lassen sich die später in diesem Ende auftretenden Aenderungen erklären, wenn man *rst* als das dachförmige Ende der Zelle 1 betrachtet.

obere dachförmige Ende *apq* durch Teilung der oberen Nachbarzelle x in x^1 und x^2 in das trapezförmige Ende *anpq*, die untere horizontale Endfläche *cf* durch Teilung der unteren Nachbarzelle y in y^1 und y^2 in das dachförmige Ende *cof* umgewandelt.

Schnitt 9—11: Durch das Einanderentgegenwachsen der Zellen 2 und der Nachbarzelle links unten bekommt Zelle 1 ein dachförmiges, Zelle 2 ein trapezförmiges Unterende.

Schnitt 11—24: Zelle 3 und x fangen an einander entgegenzuwachsen und stossen mit ihren Winkelpunkten aufeinander.

Schnitt 24—26: Zelle 3 und x sind weiter gewachsen, sodass eine Trennungsfläche zwischen diesen beiden Zellen entstanden ist. Dadurch hat Zelle 3a ein dachförmiges Oberende bekommen. Dies ist auch der Fall bei Zelle 3 gewesen, doch durch das Auftreten einer Radialteilung in der oberen Nachbarzelle z ist dieses dachförmige Ende sofort in ein trapezförmiges Ende umgewandelt worden.

Schnitt 26—30: Durch die Radialteilung der Zelle 1 ist erstens eine Zelle 1a mit oberer horizontaler Endfläche und unterem dachförmigem Ende, zweitens eine Zelle 1, mit oberem dachförmigem Ende und unterer horizontaler Endfläche entstanden.

Schnitt 30—36 (Fig. 8): Zelle 1 und die unter 2 liegende Zelle sind ausgewachsen, sodass eine Trennungsfläche zwischen ihnen entstanden ist. Dadurch haben Zelle 1 und 2 dachförmige Unterenden bekommen. Auch die unter 3 liegende Zelle hat sich geteilt, wodurch in Zelle 3 das dachförmige Unterende sich in ein trapezförmiges umgewandelt hat.

Schnitt 36—38: Zelle 2 teilt sich auf die schon oben beschriebene Weise in 2 und 2a.

Schnitt 38—41: Zelle 2 und die über 3a liegende Zelle wachsen einander entgegen und stossen aufeinander. In Zelle 3 sind infolge einer Radialteilung, die zwei trapezförmigen Enden in die dachförmigen Enden der Tochterzellen 3 und 3b umgewandelt.

Schnitt 41—43: Zelle 1 bekommt infolge einer Teilung in der oberen Nachbarzelle ein trapezförmiges Oberende. Zelle 2 ist weiter gegen die Nachbarzelle rechtsoben angewachsen, sodass eine Trennungswand aufgetreten ist. Dadurch hat Zelle 2 ein dachförmiges Ende und Zelle 3a eine horizontale Endfläche bekommen.

Schnitt 43—44: Infolge des Gegeneinander anwachsens der Zelle 1 und der über 1a liegenden Zelle, haben die Zellen 1a und 1 dachförmige Oberenden bekommen. In Zelle 3a ist die horizontale Endfläche durch eine Radialteilung in der oberen Nachbarzelle in ein dachförmiges Ende umgewandelt worden. Auffallend ist in Schnitt 44 die grosse Regelmässigkeit der oberen und unteren Zickzacklinie! Nur die untere wird von der horizontalen Endfläche der Zell 2a unterbrochen.

Schnitt 44—46: Zelle 2 bekommt durch das Auftreten einer Radialteilung in der Nachbarzelle rechts unten ein trapezförmiges Unterende.

Schnitt 46—53 (Fig. 9): In Zelle 1 wird infolge der Teilung der Nachbarzelle links unten das untere Ende trapezförmig.

Damit haben wir alle Aenderungen, die zwischen Schnitt 1 und 53 in den Zellen der mittleren Etage aufgetreten sind, besprochen. Es muss noch erwähnt werden, dass in den Schnitten 43—44—46 die zwei Zellen v und w einander entgegengewachsen sind, wodurch die Zelle w und der linke Markstrahl durch eine gerade Fläche miteinander verbunden worden sind anstatt der früheren gebrochenen.

Die Zeichnungen der in Fig. 9 und 10 dargestellten Schnitte bilden keine lückenlose Serie mehr, sondern es sind nur einzelne ausgewählte Stadien. Nochmals betone ich, dass ich auch diese letzten 51 Schnitte sorgfältig stückweise durchgesehen habe, sodass etwaige Unregelmässigkeiten mir nicht entgehen konnten.

Wirkliche Abweichungen von den behandelten Teilungsvorgängen habe ich nicht gefunden, aber dadurch, dass in zwei übereinanderliegenden Zellen nahezu gleichzeitig eine Teilung auftritt, kann es, wenn die zwei Teilungswände im selben Punkt der Wand, welche diese Zellen trennt, auftreten, vorkommen, dass von den zwei neuen Wänden die eine die Fortsetzung der anderen darstellt, was sonst nie der Fall ist. Schnitt 62—75—79 (Fig. 9) zeigt uns diese Tatsache. In Schnitt 62 deuten die punktierten Linien auf eine künftige Radialteilung der Zellen 2 und q. Beide Teilungswände habe ich zum ersten Male in dem nicht reproduzierten Schnitt 73 wahrgenommen, sich im selben Punkte der Trennungswand ansetzend wie dies auch in Schnitt 75 noch sichtbar ist. Dieser abnorme Zustand, vier in einem Punkt zusammenstossender Zellen, ist auch in Schnitt 79 noch nicht verschwunden. Erst in Schnitt 80 (nicht reproduziert) entsteht wieder ein normaler Bau dadurch, dass Zelle 2 und die rechte Zelle q sich gegeneinander abzuplatten anfangen, was auch in Schnitt 84 noch zu sehen ist.

Schnitt 84—104 zeigt in den Zellen r und 3a etwas Aehnliches; auch hier treten in zwei übereinanderliegenden Zellen gleichzeitig radiale Teilungswände auf, jedoch mit dem Unterschied, dass nun diese Wände sich nicht im selben Punkt, sondern in zwei nebeneinander liegenden Punkten der Trennungsfläche ansetzen, was zur Folge hat, dass diese gerade Fläche in eine doppeltgebrochene Fläche übergeht, und dadurch sowohl die neuen Unterenden der Tochterzellen r und r' als auch die neuen Oberenden der Zellen 3a und 3d sofort dachförmig sind.

Wenn wir nun sämtliche gefundenen Tatsachen in Betracht ziehen, so stellt sich heraus, dass das Auftreten der

trapezförmigen Enden das Wesentliche dieser Teilungserscheinungen darstellt. Denn jede Radialteilung, die in einer von dachförmigen Enden begrenzten Initiale auftritt, verursacht in einer über- und unterliegenden Nachbarzelle die Enstehung eines solchen trapezförmigen Endes, dessen horizontale Endfläche zugleich eine der zwei entstandenen Tochterzellen abschliesst. Also, ausser Zellen mit dachförmigen Enden, können auch Zellen mit trapezförmigen Enden und Zellen mit nur horizontalen Endflächen vorkommen (Zelle 1, 2 und 3 in Fig. 14). Andere Zellformen kommen nicht vor, was damit im Zusammenhang steht, dass neue Teilungswände nur auftreten in Zellen mit dachförmigen oder trapezförmigen Enden, aber nie in einer Zelle mit nur einer horizontalen Endfläche.

Dass die Zellen mit trapezförmigen Enden meistens nicht lange ungeteilt bleiben, also immer nur vorübergehende Störungen in der Zickzacklinie darstellen, lässt sich wohl verstehen, wenn man Folgendes in Betracht zieht. Durch das von der Holzbildung veranlasste Weiterwerden des Cambiumringes werden in den Initialen infolge der dadurch stattfindenden Dilatation, Radialteilungen auftreten. So sind z. B. in Fig. 14 die Zellen a und b vor kurzem durch Teilung aus einer Zelle hervorgegangen. Es ist nun selbstverständlich, dass diese zwei Tochterinitialen sofort nach ihrem Entstehen nur halb so breit waren als die Mutterzelle. Ebenso ist es ganz natürlich, dass im Anfang diese zwei jungen Zellen in tangentialer Richtung viel stärker wachsen werden als die übrigen Zellen, die schon im Besitz ihrer endgültigen Breite sind. Die Zelle in der unteren Etage, in der die

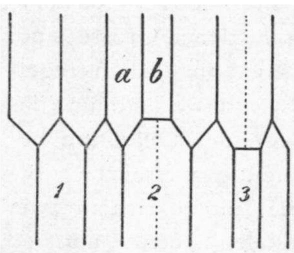


Fig. 14. Schematischer Tangentialschnitt durch das typische Etagencambium, *a* und *b* sind Schwesterzellen, 1 hat ein dachförmiges Ende, 2 ein trapezförmiges Ende und 3 eine horizontale Endfläche.

Folge dieses intensiven Wachstums am meisten fühlbar sein muss, ist Zelle 2. Diese Zelle wird, wenn a und b eine normale Breite erreichen, in tangentialer Richtung einen viel grösseren Durchmesser bekommen als die sonstigen Zellen derselben Etage, sodass es auf der Hand liegt, dass in dieser Zelle früher eine Radialteilung auftreten wird als in einer der Anderen.

Wir haben jedoch auch konstatiert, dass eine Zelle mit trapezförmigem Ende sich nicht immer durch eine Radialwand in zwei Tochterzellen zu teilen braucht, sondern dass durch das Auswachsen der jenseits der horizontalen Fläche des trapezförmigen Endes liegenden Zelle wieder ein dachförmiges Ende entstehen kann (Fig. 13). Infolgedessen bekommt nun aber eine Nachbarzelle ein trapezförmiges Ende, sodass dennoch der normale Zustand erst wieder hergestellt wird, wenn dieses trapezförmige Ende durch Teilung der betreffenden Zelle auch in dachförmige Enden übergeht.

Es ist selbstverständlich, dass bei diesen Erscheinungen von einer mathematischen Genauigkeit gar nicht die Rede sein kann. Wir haben schon gesehen, dass die dachförmigen Enden selten gleichschenklig sind, sondern dass die zwei Endflächen oft von sehr verschiedener Grösse sind. Auch die trapezförmigen Enden sind nur selten regelmässig gebaut. In einem Gewebe wie das Cambium, das im aktiven Zustand unausgesetzt von der Dilatation beeinflusst wird, müssen starke Spannungsdifferenzen vorkommen. Wenn in einer Etage eine Initiale sich in zwei nebeneinander liegende Tochterinitialen geteilt hat, so wird diese Stelle, durch das schnellere tangentiale Wachstum der Tochterzellen, auf die in der Nähe liegenden Zellen der über- und unterliegenden Etage eine ausdehnende Wirkung ausüben. Wenn dagegen eine gestreckte Initiale durch Querteilungen sich in Markstrahlinitialen verwandelt hat, so wird diese vertikale Initialenreihe eine

feste unteilbare Stelle der Etage darstellen, die nicht mehr von der Dilatation beeinflusst werden kann. Es kommen also im Cambium nebeneinander garnicht- und besonders dehnbare Stellen vor.

Von den aus diesen Verhältnissen resultierenden Spannungen wird es nun abhängen, an welchen Punkten durch das Auftreten von Radialteilungen die Dehnbarkeit in tangentialer Richtung vergrössert werden soll. Es braucht uns schliesslich nicht zu wundern, dass infolge dieser Spannungen, z. B. in der Nähe der Markstrahlinitialen, Unregelmässigkeiten in den typischen Teilungsvorgängen auftreten können.

Weil sämtliche Tatsachen durch das Durchmustern der Tangentialschnittserien durch das Holz, also auf indirekte Weise, konstatiert worden sind, wäre es sehr wünschenswert, auch mal Tangentialschnitte durch das Cambium selbst in dieser Hinsicht zu studieren. Tafel I, Mikrophoto 2 zeigt uns einen solchen Schnitt. Bei genauer Betrachtung wird man finden, dass ausser den dachförmigen Enden auch mehrere trapezförmige Enden vorkommen. So weist a auf eine Zelle in Etage III hin mit trapezförmigem Unterende. In Etage II ist in der von b angedeuteten Zelle das Oberende trapez-förmig. Der mehrzellige Markstrahl in dieser selben Etage ist die Anlage einer der früher erwähnten sehr grossen Markstrahlen, die vereinzelt in dieser Pflanze vorkommen. Genau in der Mitte zwischen diesem Markstrahl und dem kleinen vierzelligen Markstrahl rechts, liegt eine Zelle mit trapezförmigem Oberende, welche zur Linken von einer Zelle mit horizontaler Endfläche begrenzt wird. Auch in Etage I kommen trapezförmige Enden vor; u. a. weist c auf ein solches hin.

Mikrophoto 4 zeigt einige Zellformen bei stärkerer Vergrösserung. In der Mitte liegt eine sehr breite Zelle mit einem sehr deutlichen trapezförmigen Unterende. Auch

a weist auf ein solches Ende hin. Zur Linken der grossen Zelle, in der Mitte, liegt eine Zelle die sich erst vor kurzem durch eine Radialwand geteilt hat. Die zwei Tochterzellen sind nur halb so breit als die übrigen Zellen. Die Mutterzelle hatte oben ein trapezförmiges Ende, unten ein dachförmiges. Das trapezförmige Ende ist nun in zwei nebeneinanderliegende dachförmige Enden (b) umgewandelt worden, während das Unterende in ein normales dachförmiges Ende (c) und eine horizontale Endfläche übergegangen ist. Dadurch hat die jenseits dieser horizontalen Endfläche liegende Nachbarzelle ein trapezförmiges Ende bekommen. Die mit x angedeutete Zellspitze ist der obere Teil eines Markstrahles.

Die tangentialen Cambiumbilder entsprechen also völlig dem, was wir mit Rücksicht auf die in diesem Paragraphen gefundenen Tatsachen erwarten konnten.

Wenn wir zum Schluss diese Tatsachen kurz zusammenfassen so ergibt sich also Folgendes:

„Die in den gestreckten Initialen des Wurzelcambiums von *Herminiera elaphroxylon* auftretenden radialen Teilungswände, setzen sich nie in den Spitzen der dachförmigen Zellenden an, sondern immer in einer der zwei Endflächen eines solchen Endes. Die in dieser Fläche liegende Ansatzstelle wird darauf von der neuen Wand sozusagen etwas nach der Mitte der teilenden Zelle gezogen, sodass die bis dahin gerade Fläche in eine gebrochene Fläche übergeht. Infolgedessen wird das jenseits dieser Fläche liegende, dachförmige Ende einer über- oder unterliegenden Nachbarzelle in ein trapezförmiges Ende umgewandelt, dessen horizontale Fläche zugleich die Endfläche einer der zwei Tochterinitialen darstellt. Wenn nun auch in dieser Nachbarzelle eine radiale Teilungswand auftritt, welche sich in der horizontalen Fläche des trapezförmigen Endes ansetzt, wird wiederum, anscheinend dadurch, dass die Ansatzstelle nach der Mitte der teilenden Zelle gezogen

wird, dieses trapezförmige Ende in zwei nebeneinanderliegende dachförmige Enden umgewandelt. Auch kann es vorkommen, dass die an die Horizontalfläche grenzende Tochterinitiale auszuwachsen anfängt, was aber nur zur Folge hat, dass eine andere Nachbarzelle ein trapezförmiges Ende bekommt und erst eine radiale Teilungswand in dieser Zelle die Regelmässigkeit der Zickzacklinie wieder herstellt".

5. Das Wesen der in den Endflächen auftretenden Wandbrechungen, die zur Bildung der dachförmigen und trapezförmigen Enden führen.

In den vorhergehenden Paragraphen wurde bei den Auseinandersetzungen über die in den gestreckten Initialen stattfindenden Teilungsvorgänge, fortwährend von einer Ansatzstelle gesprochen, die von der neuen Teilungswand sozusagen etwas nach der Mitte der sich teilenden Zelle gezogen würde. Diese Ausdrucksweise wurde in den erwähnten Darlegungen beibehalten, weil sich dadurch die während der Teilung auftretenden Erscheinungen so treffend wiedergeben lassen. Es ist jedoch einleuchtend, dass, wenn wirklich ein Anziehen der Ansatzstellen stattfände, dies nur durch ein Kürzerwerden der anziehenden Wand zu erklären wäre. Es ist aber sehr unwahrscheinlich, dass dies der Fall wäre, und infolgedessen würde also von einer tatsächlichen Anziehung gar nicht die Rede sein können.

Etwas ähnliches, d. h. das Entstehen von Wandbrechungen an jener Stelle einer Zelle, an welcher sich eine neue Wand ansetzt, ist von Krabbe (1886) ausführlich beschrieben und durch das Auftreten des gleitenden Wachstums erklärt worden. Krabbe, der der Hauptsache nach das extracambiale gleitende Wachstum in Betracht zieht, beschreibt u. a. das Verhalten einer Radialreihe im Jungholz, welche infolge des Hineinwachsens der Nachbarzellen (im dargestellten Falle waren es Markstrahlzellen)

ganz modifiziert wurde. In Fig. 15A, welche einen Querschnitt darstellt, ist eine Radialreihe von fünf Zellen schematisch abgebildet worden. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Nachbarzellen zwischen die Zellen der Radialreihe hineinwachsen werden. Das Resultat erblicken wir in Fig. 15B. Scheinbar hat nun eine Verkürzung der Tangentialwände stattgefunden; in Wirklichkeit aber sind, infolge des gleitenden Wachstums, diese Tangentialwände allmählich aufgespalten worden und können bei noch weiterem Wachstum der Nachbarzellen scheinbar ganz verschwinden, d. h. die Zellen der Radialreihe können durch das Hineinwachsen der Nachbarzellen sogar voneinander getrennt werden. Dieses Verschwinden von Zellwänden zeigt sehr deutlich, dass von einem tatsächlichen Kürzerwerden gar nicht die Rede sein kann. Für die Einzelheiten verweise ich auf die Arbeit von Krabbe selbst, der diese Wachstumserscheinungen auf minuziöse Weise dargestellt hat.

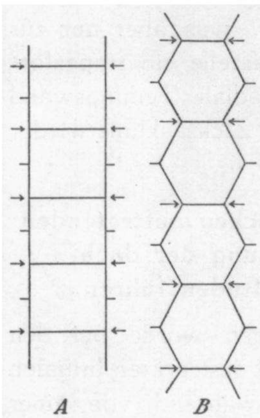


Fig. 15. Schematischer Querschnitt durch eine Radialreihe im Jungholz einer *Dicotylen* Pflanze. Scheinbare Verkürzung von Tangentialwänden infolge gleitenden Wachstums. Frei nach Krabbe 1886). Die Pfeile geben die Richtung des Wachstums an.

Die regelmässige Struktur, welche wir in einem Querschnitt durch das Xylem von *Herminiera* (Fig. 5) kennen gelernt haben, lässt sich auf diese Weise sehr leicht durch das Auftreten von Wandbrechungen infolge des gleitenden Wachstums erklären.

Wenden wir uns wieder den im Etagencambium dieser Pflanze stattfindenden Teilungserscheinungen zu, so haben wir schon bei der dabei auftretenden, in Fig. 13 dargestellten Komplikation, gleitendes Wachstum konstatieren

können. Wenn wir diese Tatsache berücksichtigen und bedenken, dass auch dabei Zellwände scheinbar kürzer wurden und selbst ganz verschwunden, so können wir auch die Entstehung der trapezförmigen Enden am besten durch das Auftreten gleitenden Wachstums erklären. In Fig. 16 ist mit Pfeilen die Richtung angedeutet, in der die über- und unterliegenden Zellen zwischen die jungen Tochterzellen hineinwachsen, dabei die neue Radialwand aufspaltend. Am oberen Ende ist der Uebergang eines dachförmigen Endes in ein trapezförmiges, am unteren Ende die Umwandlung eines trapezförmigen Endes in zwei nebeneinander liegende dachförmige Enden, dargestellt worden.

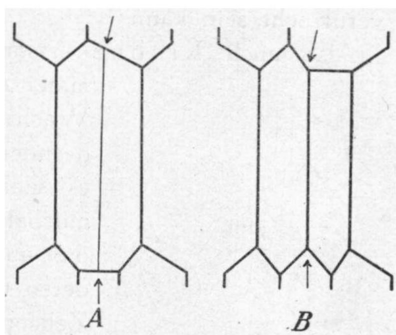


Fig. 16. Die Entstehung gebrochener Endflächen infolge gleitenden Wachstums während der Radialteilung einer gestreckten Initiale. Die Pfeile geben die Richtung des gleitenden Wachstums an.

Auffallend ist vielleicht die Tatsache des Spaltens der neugebildeten, also sehr jungen Radialwände. Interessant ist in dieser Hinsicht eine Tatsache, die von Krabbe im Cambium von *Dracaena Draco* konstatiert worden ist. Bei der Entstehung der sekundären Gefässbündel dieser Pflanze teilen sich mehrere, übereinanderliegende Cambiumzellen durch Längswände in viele, nebeneinanderliegende Tochterzellen, die also in tangentialer Richtung sich nicht weit ausstreckenden Etagen angeordnet sind. Fig. 17 (= Fig. 52 von Krabbe) zeigt einen Tangentialschnitt durch eine solche Bündelanlage. Auch hier sehen wir schöne, dachförmige Zellenden. Darüber sagt Krabbe (S. 56 und 57): „Auf tangentialen und radialen Längsschnitten durch eine junge Gefässbündelanlage zeigen nämlich die alten Quer-

wände der in die Gefässbündelbildung hereingezogenen Cambiumzellreihe nicht mehr einen geraden, sondern einen mehr oder weniger zickzackförmigen Verlauf, der nur, da das Längenwachstum der ganzen Pflanze in der Region des Cambiumringes bereits abgeschlossen ist, durch ein selbständiges Längenwachstum der neugebildeten Zellen verursacht sein kann".

Also auch Krabbe erklärt die Entstehung dachförmiger Zellenden durch das gleitende Wachstum der sich etwas verlängernden Zellen, und auch hier sind es sehr junge Zellwände, die sich aufspalten. Er sagt aber nichts über die auch in seiner Figur abgebildeten trapezförmigen Enden, die in Zelle p oben, in Zelle q unten sehr deutlich sichtbar sind (Fig. 17)! Die trapezförmigen Enden sind auch schon von anderen Autoren abgebildet worden, ohne aber erwähnt zu werden. So u. a. von Strasburger (1891) in seiner Fig. 3, Tafel III bei *Aeschynomene sensitiva* und von Goebel (1893, Fig. 70) sogar bei *Herminiera elaphroxylon*. Er gibt dort eine Abbildung, welche sehr schöne trapezförmige Enden aufweist.

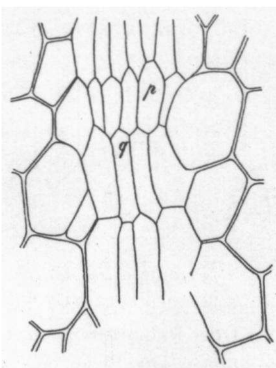


Fig. 17. Tangentialer Längsschnitt durch eine Gefässbündelanlage von *Dracaena Draco*. Nach Krabbe (1886).

Es bleibt nun aber noch die Frage übrig, wie es kommt, dass das gleitende Wachstum so regelmässig und nur in so beschränktem Masse auftritt, dass gerade solche typischen dachförmigen und trapezförmigen Enden entstehen. Ausserdem ist es auffallend, dass in den dachförmigen Enden die zwei Endflächen meistens Winkel von nahezu 120° miteinander bilden. Auch die Winkel, welche die Radialwände mit diesen Endflächen formen, sind ± 120°, sodass stets drei Flächen längs einer gemeinsamen Linie

(in den Figuren als Punkte sichtbar) unter gleichen Winkeln zusammentreffen. Man vergleiche darüber die Figuren 7, 8, 9, 10 und Tafel I Mikrophoto 2 und 4. In den schematischen Figuren 12, 13 und 14 ist diese Tatsache nicht berücksichtigt, und die Enden sind spitzer angegeben worden, als sie in Wirklichkeit sind.

Diese Tatsachen, also das Zusammentreffen von nur drei Flächen längs einer gemeinsamen Kante unter gleichen Winkeln und das Auftreten von Wandbrechungen an denjenigen Stellen, an die sich neue Teilungswände ansetzen, spielen, wie schon Berthold hervorhob (1886), in den Pflanzengeweben eine sehr bedeutende Rolle. Berthold konstatierte, dass diese Erscheinungen genau dieselben waren wie diejenigen, die von Plateau für die Anordnung der flüssigen Lamellen in Schaumgeweben z. B. im Seifenschaum beschrieben worden sind, und welche er erklärt hat durch das Existieren des sogenannten Prinzips der kleinsten Flächen. Dieses Minimalflächengesetz lautet (Berthold, S. 219): „Die Lamellensysteme ordnen sich so an, die einzelnen Lamellen krümmen sich in der Weise, dass die Summe der Oberflächen aller unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird. Die treibende Kraft ist die Spannung, die in den flüssigen Oberflächen ihren Sitz hat". Nachher ist von Lamarle gezeigt worden (Berthold, S. 154), „dass diesem Prinzip zufolge die Anordnung der Lamellen immer sich so gestalten muss, dass längs einer gemeinsamen Kante nie mehr als drei Lamellen zusammentreffen und zwar unter gleichen Winkeln von 120°..."

Wenn nun in einem Gewebe infolge irgend welcher Ursachen (z. B. infolge des Auftretens von Teilungswänden) das Zellnetz den Anforderungen des genannten Prinzips nicht mehr entspricht, so müssen sich also die einzelnen Zellen in der Weise gegeneinander verschieben und umgestalten, wie es die Lamellen in einem Schaumgewebe tun. Dies findet nun in der Tat in mehr oder weniger

umfangreichem Masse auch in den Pflanzengeweben statt, d. h., wenn das Gewebe noch aus zartwandigen Zellen besteht. Berthold sagt darüber: „In der Regel sind aber in Meristemen die Zellen zartwandig und die aus der Herrschaft des Prinzips der kleinsten Flächen sich ergebenden Umlagerungstendenzen führen darum sofort jene Brechungen der Zellwände und Verschiebungen ihrer Ansatzstellen herbei, die jedem Botaniker, der sich mit entwicklungsgeschichtlichen Studien beschäftigte, wohlbekannt sind".

Wir sahen schon, dass Krabbe (1886) das Entstehen solcher Wandbrechungen durch das Auftreten gleitenden Wachstums erklären konnte. Wie Berthold angibt, hat Krabbe indessen nicht erkannt, dass diese Verschiebungen von der Wirkung des Prinzips der kleinsten Flächen bedingt werden.

Auch hob Berthold schon hervor, dass wir aus der Tatsache, dass die Zellen sich oft dem Minimalflächengesetz gemäss ebenso wie die Lamellen eines Schaumgewebes anordnen und umgestalten, noch nicht auf eine Flüssigkeitsnatur der jungen Zellwand schliessen dürfen. Er meinte, dass die Dinge hier doch wesentlich anders als bei einem Schaum lägen. Errera (1888, S. 398) erklärte, dass passiv gespannte dünne Kautschuklamellen mit denen die pflanzlichen Zellwände sich wohl vergleichen lassen, sich ebenso verhalten wie Flüssigkeitslamellen.

Experimentell hat Giesenhagen (1909) dies mit Gummiblasen zeigen können. Beim Leerpumpen eines die Blasen enthaltenden Rezipienten wurden diese Gummiblasen passiv gespannt, bis sie den ganzen Raum ausfüllten. Dabei ordneten sie sich ganz in Uebereinstimmung mit dem Prinzip der kleinsten Flächen an, was mit einem Uebereinandergleiten der Gummilamellen verbunden war.

Lundegardh (1922, S. 158) sagt zusammenfassend: „Die weitgehende Geltung des Plateauschen Gesetzes beweist selbstverständlich nicht, dass die Zellwände bei

der Anlage wie Flüssigkeitslamellen beschaffen sind. Minimalflächen entstehen auch, wenn elastisch gespannte feste Häute aufeinander drücken. Die Parenchymzellen sind ja osmotisch ausgespannt und gleitfähig, suchen sich deshalb physikalisch mit möglichst kleiner Oberfläche zu gestalten".

Wenn dieses mechanische Prinzip nun der einzige formbildende Faktor wäre, würden die Zellen ebenso wie in einem Schaumgewebe, immer isodiametrisch sein müssen, was in Wirklichkeit aber nur in vereinzelten Fällen im Parenchymgewebe vorkommt. So betont Berthold nachdrücklich, dass ausser den mechanischen Gesetzen in den Pflanzengeweben auch andere Faktoren formbestimmend wirksam sein können, wodurch bestimmte „Symmetrieverhältnisse" ausgebildet werden. Auch Lundegardh spricht von „für die Symmetrie massgebenden Faktoren", während bei Schüepp (1926) der Begriff „Eigenform" eine hervorragende Rolle spielt.

Wir wissen, dass im Seifenschaum die Eigenform der Seifenblasen, d. h. die Form, die sie annehmen müssten, wenn bei gleichem physiologischen Gesamtzustand nur die gegenseitige mechanische Einwirkung der Blasen aufeinander wegfallen würde, die Kugel sei (Schüepp, S. 11), Eine isolierte Seifenblase zeigt dies aufs deutlichste. Doch bei den Pfanzenzellen müssen wir auch mit ganz andern Eigenformen rechnen, welche von inneren Faktoren abhängig sind. So ist u. a. für die Cambiumzellen eine langgestreckte Eigenform charakteristisch. Auch das enorme Wachstum vieler Holz- und Bastfasern, wie auch das beim ungeschichteten Cambium auftretende intracambiale Längenwachstum müssen wir uns selbstverständlich von anderen Faktoren verursacht denken.

Doch in allen diesen Fällen werden die Forderungen des Prinzips der kleinsten Flächen niemals ganz ausser Acht gelassen. So gibt Lundegardh an, dass, während ein Längsschnitt durch ein Sklerenchymgewebe darauf hin-

zuweisen scheint, dass diese Elemente keine Notiz von dem Prinzip der Minimalflächen nehmen, ein Querschnitt dagegen häufig die charakteristische sechseckige Gestalt der Wandkontur zeigt, welche auf den Einfluss dieses Gesetzes hindeutet.

Was nun das Etagencambium von *Herminiera* betrifft, so glaube ich, dass sich die typische Struktur der Cambiumzellen im Tangential schnitt wohl aus dem Einfluss des Minimalflächengesetzes erklären lässt. Es ist kein Wunder, dass in diesem ganz meristematischen Gewebe mit sehr höher Turgorspannung dieses Prinzip sehr stark formbildend wirksam ist.

Wenn wir uns das Prinzip unwirksam denken, so könnten wir uns das Etagencambium, wenn wir annehmen, dass die Cambiumzellen alle eine bestimmte mittlere Länge und Breite haben (Eigenform), vorstellen, wie in Fig. 18 mit dicken Linien angegeben worden ist, d. h. die aus rechteckigen Zellen zusammengesetzten Etagen sind durch gerade, horizontale Linien voneinander getrennt. Infolge der Dilatation würden dann und wann neue Radialwände eingeschaltet werden. Auch könnte es vorkommen, dass in zwei übereinanderliegenden Etagen eine Radialwand die Verlängerung einer über- oder unterliegenden wäre, wie dies auch in der Figur angegeben worden ist.

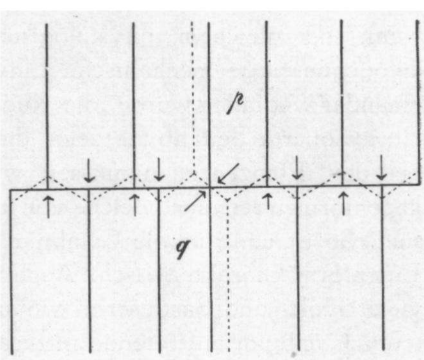


Fig. 18. Theoretische Struktur des Etagencambiums wenn das Minimalflächengesetz von Plateau keine Geltung hätte. Mit punktierten Linien sind die Aenderungen angegeben worden die infolge dieses Gesetzes auftreten müssen

Doch infolge des Prinzips der kleinsten Flächen ist der gezeichnete Zustand in einem meristematischen turgescenten Gewebe eine Unmöglichkeit. In einem solchen Gewebe würden

sofort infolge gleitenden Wachstums in der Richtung der Pfeilchen Wandbrechungen auftreten, sodass in den Punkten, an welchen die Radialwände in den Horizontalflächen ansetzen, gleiche Winkel von 120° gebildet würden. Die punktierte Linie zeigt die vom Minimal-flächengesetz verlangte Zellanordnung, welche gut mit der wirklich im Etagencambium von *Herminiera* gefundenen Struktur übereinstimmt. Auch ein Punkt, an dem vier Zellwände zusammenstossen, wie in Fig. 18 zwischen den Zellen p und q zu finden ist, ist unmöglich, weil infolge des Prinzips nie mehr als drei Flächen in einem Punkt zusammen kommen dürfen. Berthold (S. 256) sagt darüber; „Wenn im meristematischen Gewebe vier Zellwände längs einer Kante zusammentreffen, was oft beobachtet werden kann, wenn die Teilwände zweier benachbarter Zellen sich genau an derselben Stelle der gemeinsamen Trennungswand angesetzt haben, so verschieben sie sich bald seitlich gegeneinander, und es tritt jenes Zwischenstück auf, dessen so oft Erwähnung geschieht...."

Diese Erscheinung haben wir in den Serienschnitten schon konstatiert zwischen den Zellen 2, 2b, q und q' in Schnitt 79 (Fig. 9). In Schnitt 84 ist zwischen den Zellen q und 2b das erwähnte Zwischenstück aufgetreten. Auch bei der in Fig. 13 dargestellten Komplikation, bei der einstweilen vier Zellen aufeinander stossen, ist dasselbe wiederzufinden. So würden sich auch in Fig. 18 die Zellen p und q infolge des Minimalflächengesetzes in der Richtung der Pfeilchen gegeneinander abplatten.

Auch die bei der Radialteilung auftretenden Wandbrechungen und die bei der beschriebenen Komplikation stattfindenden Zellumwandlungen lassen sich ungezwungen aus dem Prinzip der kleinsten Flächen erklären. In Fig. 16A sehen wir, dass die neue Radialwand am oberen Ende mit der Endfläche, an der sie sich ansetzt, einen scharfen Winkel bildet, während sie sich unten recht-

winklig an die Horizontalfläche des trapezförmigen Endes ansetzt. Durch das Bestreben des mechanischen Prinzips nach gleichen Winkeln von 120°, entstehen die in Fig. 16B dargestellten Wandbrechungen. Was die Unterseite betrifft, so entsteht dort in der Tat ein Zustand, der mit dem Prinzip völlig im Einklang steht, was oben aber nicht möglich ist. Die rechte Tochterzelle hat dort nur *eine* Endfläche, sodass nur im günstigsten Falle diese Endfläche mit den radialen Seitenwänden zwei Winkel von 90° bildet. Eine Vergrösserung des einen Winkels würde sofort eine Verkleinerung des anderen verursachen. Dieser Zustand, der also nicht dem Gesetz der kleinsten Flächen entspricht, wird immer sozusagen etwas labil sein müssen.

Die in Fig. 13 dargestellte Umwandlung einer horizontalen Endfläche in ein dachförmiges Ende dadurch, dass zwei Zellen einander entgegenwachsen, muss aus dem Bestreben nach einer besseren Uebereinstimmung mit dem mechanischen Gesetz erklärt werden. Es ist aber nicht immer leicht nachzuweisen, dass infolge einer bestimmten Umwandlung der Zellenden auch wirklich in dieser Hinsicht bessere Verhältnisse entstanden sind, weil, wie ich schon früher betont habe, von einer mathematischen Regelmässigkeit nicht die Rede sein kann. Ausserdem darf man auch die auf S. 693 besprochenen Spannungen nicht ausser Betracht lassen.

Es gibt aber Fälle, in denen ein günstiges Resultat ohne weiteres zu erkennen ist. Man vergleiche dafür z. B. Fig. 7, Schnitt 30 mit Fig. 8, Schnitt 36. In Schnitt 30 hat Zelle 1 unten eine horizontale Endfläche. Auch Zelle u hat an ihrem oberen Ende eine solche Endfläche. Es kommen hier also vier Winkel von 90° vor. Dadurch, dass die Zelle 1 und u einander entgegenwachsen, entsteht der mit punktierten Linien dargestellte Zustand, der in Schnitt 36 wiederzufinden ist. Das Resultat ist also, dass die Zellen 1, 2, u und die linke Nachbarzelle von u norma-

le dachförmige Enden bekommen haben, und dass nur noch Winkel von 120° vorkommen.

In den bisherigen schematischen Figuren sind die richtigen Längenverhältnisse der sich aufspaltenden Flächen nicht berücksichtigt worden; Fig. 19 soll nun dazu dienen, wenigstens in einem Falle das Auftreten einer Wandbrechung genau darzustellen. In Fig. A sehen wir eine Zelle mit trapezförmigem Unterende, in deren horizontaler Fläche *ad* der Angriffspunkt *b* der neuen Radialwand liegt. Wir wissen nun, dass durch das Hineinwachsen der unteren Zelle die neue Radialwand teilweise aufgespalten wird, d.h. in unserer Figur die Strecke *bc*. Weil von Wandverkürzungen nicht die Rede sein kann (Vergl. Krabbe 1886), geht daraus hervor, dass die Fläche *ac* in Fig. 19B genau so lang sein muss wie die Flächen *ab* und *bc* (Fig. 19A) zusammen. Doch dies hat wieder zur Folge, dass die horizontale Strecke zwischen den Punkten *a* und *c* (*c* und *d*) in B grösser geworden ist als sie in A war. Also, mit der Entstehung der Wandbrechungen ist eine Streckung der Cambiumzellen in tangentialer Richtung verbunden. Diese Tatsache ist auch wohl in den Schnittzeichnungen wiederzufinden, obgleich, wie auf S. 667, hervorgehoben wurde, die Holzzellen nicht immer überall dieselbe Breite beibehalten haben, die sie im Cambium hatten, sodass sie in zwei aufeinander folgenden Schnitten oft ungleich breit sind, ohne dass dies auch nur im geringsten etwas mit einer Streckung zu tun hätte, die in den Cam-

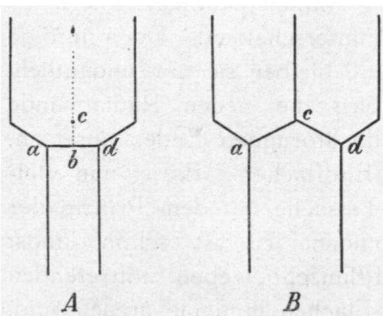


Fig. 19. Schematische Darstellung einer Radialteilung unter genauer Berücksichtigung der dabei in Betracht kommenden Längenverhältnisse der Endflächen.

biumzellen selbst aufgetreten wäre. Doch wenn wir, wie z. B. in Fig. 7, Schnitt 3 sehen, dass die zwei Zellen 3 und 3a zusammen viel breiter sind als die Mutterzelle 3 in Schnitt 1, und ebenso in Fig. 8, Schnitt 38 die Zellen 2 und 2a bedeutend breiter sind als die Zelle 2 in Schnitt 36, so können wir doch wohl auf eine die Radialteilung begleitende Zellstreckung in tangentialer Richtung schliessen. Ohne diese tangentiale Streckung ist ein Zwischeneinanderhineinwachsen dieser Zellen nicht möglich.

Andererseits kann die Streckung auch so gross sein, dass die vom Minimalflächengesetz bedingte Struktur nicht vollständig zustande kommen kann, was sehr deutlich aus einem Radialschnitt hervorgeht. Fig. 4 zeigt uns, dass auch hier die Forderungen des Gesetzes nicht ausser Acht gelassen werden, dass auch hier keine wirklich geraden Linien zwischen den übereinanderliegenden Radialreihen vorhanden sind, sondern wir können deutliche, allerdings etwas flache Zickzacklinien unterscheiden. Doch infolge der enormen radialen Streckung bleiben sie nur undeutlich.

Wir haben konstatiert, dass die neuen Radialwände sich nie in den Spitzen der dachförmigen Enden ansetzen, sondern immer in einer der Endflächen. Es ist nun vielleicht möglich, auch diese Tatsache mit dem Prinzip der kleinsten Flächen zu verbinden. Es ist schon längst bekannt, dass die in den Pflanzengeweben auftretenden Teilungswände sehr häufig „Flächen minimae areae„ sind. Es ist aber selbstverständlich, dass eine wirkliche Uebereinstimmung mit den in den flüssigen Lamellen eines Schaumgewebes auftretenden Erscheinungen auch hier nicht besteht, und „dass" wie Giesenhagen (1909, S. 356) betont, „die Stellung der jungen Zellwand in der sich teilenden Zelle nicht bestimmt werden kann durch die in ihr auftretenden Flächenspannungen; denn bevor die junge Zellwand rings an die Mutterzellwand angeschlossen ist, können diese Spannungen nicht in Wirksamkeit treten,..."

Ausserdem sind die Ausnahmen von diesem mechanischen Gesetz sehr zahlreich. So folgen z.B. die Teilungen im Cambium, die zur Holz- und Bastbildung führen, gar nicht dem Prinzip, sondern die tangentialen Teilungswände stehen sogar senkrecht zu der Minimalfläche, welche quer zur Längsachse der Zellen gestellt ist.

Doch auch hier müssen wir die Eigenform berücksichtigen, und nicht vergessen, dass z. B. die Cambiumzellen eine bestimmte mittlere vertikale, radiale und tangentiale Dimension haben. Wird nun infolge des Wachstums, z. B. in tangentialer Richtung, wie beim Weiterwerden des Cambiumringes im Etagencambium, der tangentiale Durchmesser zu gross, so wird die Zelle sich durch eine radiale Wand in zwei nebeneinanderliegende Zellen von normaler Breite teilen. Ebenso, wenn die Zellen infolge des Wachstums zu lang geworden sind, wie dies beim Weiterwerden des Cambiumringes im ungeschichteten Cambium stattfindet, werden sie sich durch eine Querwand wieder in Tochterzellen von normaler Länge teilen. Also, die Cambiumzellen teilen sich so, dass die Eigenform erhalten bleibt, oder m. a. W. die Eigenform bestimmt in erster Linie die Richtung, in der in einer wachsenden Zelle eine neue Wand angelegt werden soll. Es ist nun weiter eine Tatsache, dass, wenn z. B. in einer langgestreckten Zelle eine Längswand auftritt, diese meistens von allen möglichen Längswänden die kürzeste ist, also relativ doch eine Minimalfläche darstellt.

Wenn wir uns nach diesen Auseinandersetzungen die in den Zellen des Etagencambiums auftretenden Radialteilungen mal wieder ansehen, so ist es in Bezug auf das Prinzip der Minimalflächen verständlich, weshalb die neuen Radialwände sich in den Spitzen der dachförmigen Enden ansetzen. Eine solche Wand würde erstens die grösste von allen möglichen radialen Längswänden sein; zweitens würden dadurch in einem Punkte vier Wände zusammen-

kommen, also zwei Tatsachen die mit dem Minimalflächengesetz unvereinbar sind. Wie schon gesagt, kann bei der Entstehung einer neuen Wand die Wirkung des Gesetzes der kleinsten Flächen nicht erklärt werden aus den in dieser Wand auftretenden Oberflächenspannungen.

Dass die neue Teilungswand oft eine Fläche minimae areae darstellt, ist aber nicht zu leugnen. Vielleicht lässt sich dies auf die von Giesenhagen (1905) beschriebene Weise erklären, der voraussetzt, dass die Lage der künftigen Wand in der Mutterzelle schon während der Kernteilung durch die Lagerung der beiden Tochterprotoplasten angewiesen worden sei. Die Lagerung dieser beiden Tochterprotoplasten in dem Hohlraum der Mutterzelle würde durch die aus der Kohäsion resultierende Oberflächenspannung bedingt werden. Ich will mich aber nicht eingehender mit diesen Fragen befassen, sondern verweise auf die von Tischler (1922. S. 354) und Schüepp (1926, S. 14) gegebenen Darstellungen über diesen Gegenstand.

Aus dem in diesen Paragaphen Behandelten ergibt sich also:

Das, bei der Radialteilung der gestreckten Initialen im Cambium von *Herminiera elaphroxylon* aufrtetende, scheinbar von der neuen Wand verursachte Anziehen der Ansatzstellen, das eine Umwandlung von dachförmigen Enden in trapezförmige und von trapezförmigen Enden in dachförmige zur Folge hat, beruht in Wirklichkeit auf einem Hineinwachsen der über- und unterliegenden Nachbarzellen zwischen die jungen Tochterzellen mittels gleitenden Wachstums, wobei die neue Wand teilweise in ihre zwei Komponenten aufgespalten wird.

Sämtliche während der Radialteilung auftretenden Umwandlungen, wie das Entstehen der regelmässigen Wandbrechungen an denjenigen Stellen, an welchen sich eine neue Wand ansetzt, und das dann und wann stattfindende Auswachsen jener Zellen, die nur eine horizontale Endfläche

besitzen, wie auch die Tatsache, dass die neuen Radialwände sich nie in den Spitzen der dach-förmigen Enden ansetzen, lassen sich am besten aus der Wirkung des Plateauschen Gesetzes der Minimalflächen erklären. Die Gewebestruktur wird aber in erster Instanz durch die von inneren Ursachen (Polarität, Symmetrieverhältnissen, u. s. w.) bedingten „Eigenform" der Cambiumzellen bestimmt, und das mechanische Prinzip kann nur insofern formbildend wirksam sein, als es sich mit dieser Eigenform vereinbaren lässt.

6. Die Entstehung des Etagenbaus im Cambium.

Was die Frage nach dem Entstehen des Etagenbaus im Cambium anbelangt, so sagt darüber v. Höhnel (1884b, S. 3) „Nachdem infolge der Vermehrung in der Tangentialrichtung aus jeder Cambiumzelle eine Tangentialreihe im Laufe der Zeit entstehen muss, so wäre es möglich, dass der Etagenbau darin seinen Grund hat. Da aber in den untersuchten Fällen *(Caesalpinia, Porliera hygrometrica)* schon $^1/_2$—1 cm vom Marke entfernt dieselbe Regelmässigkeit, wie am älteren Holze statthat, so ist es höchstwahrscheinlich, dass bei den etagenartig aufgebauten Hölzern das Cambium schon ursprünglich eine mehr oder weniger regelmässige Horizontalreihung aufweisen wird". Also war v. Höhnel der Meinung, der Etagenbau sei schon vorhanden in dem Gewebe, aus dem das Cambium entsteht, sei mithin die Folge einer geschichteten Struktur dieses primären Gewebes.

Klinken (1914) dagegen hält die Annahme einer solchen speziellen primären Struktur nicht für notwendig, „da", wie er auf S. 5, Anmerkung, hervorhebt, „sich leicht zeigen lässt, dass auch bei nur wenige Zentimeter dicken Stammstücken bereits eine erhebliche Vermehrung der Initialen in tangentialer Richtung stattgefunden haben muss". Also nach Klinken würde sich im Anfang des Dickenwachstums

der junge Cambiummantel, infolge des Auftretens von Radialteilungen, so schnell in tangentialer Richtung ausdehnen, dass schon sehr früh deutliche Etagen vorhanden sind. Dass dies in der Tat möglich ist, zeigt uns eine einfache Berechnung bei *Herminiera*. Das zentrale, primäre Gewebe der kleineren Wurzeln hat einen mittleren Durchmesser von nur 150 μ, also einen Radius von 75 μ. Wenn sich nun das Cambium $^1/_2$ cm vom Marke entfernt hat, denn hat dieser Radius eine Länge von 5075 μ bekommen, ist also 67,6 Mal so gross geworden. Dadurch hat sich mithin auch die Peripherie des Cambiumringes um das 67,6-fache vergrössert, d. h. wenn die Zellen dieselbe mittlere Breite behalten hätten, dann würde jede ursprüngliche Cambiumzelle sich in zirka 67 nebeneinander liegende Zellen geteilt haben. In Wirklichkeit aber sind die Cambiumzellen in tangentialer Richtung stark gewachsen und nahezu dreimal so breit geworden. Doch auch dann würden die auf einem Tangentialschnitt sichtbaren Etagen noch aus durchschnittlich 22 nebeneinander liegenden Zellen bestehen.

Wenn nun die Etagen wirklich nur durch das wiederholte Auftreten von Radialteilungen in den ursprünglichen, nicht in Etagen angeordneten Cambiumzellen zustande kommen, so dürfen in nicht zu dicken Wurzeln oder Stämmen, die Etagen sich in tangentialer Richtung nicht unbegrenzt fortsetzen. Dass dies auch in der Tat nicht der Fall ist, lehrt uns jeder Tangentialschnitt durch ein Etagencambium. So zeigt uns Mikrophoto 5 (Tafel I) einen Tangentialschnitt durch das Xylem von *Herminiera*, in dem sehr deutlich einige, auf einmal endende Etagen zu finden sind. Damit ist aber noch nicht bewiesen worden, dass die von v. H ö h n e l ausgesprochene Voraussetzung nicht richtig sei, denn, wenn Etagenbau schon im primären Gewebe da wäre, so will das noch nicht sagen, dass alle Zellen in jenem Gewebe ringsum auf derselben Höhe

stehen müssen, sondern es ist sehr gut denkbar, dass vom Anfang an in tangentialer Richtung mehr oder weniger sich weit ausstreckende Etagen vorhanden waren. Auch dann wird man später die Grenzen der Etagen wiederfinden können.

Um die Frage endgültig zu lösen, wurde nun dieselbe Untersuchungsmethode angewandt, wie bei den vorhergehenden Untersuchungen; eine junge Wurzel wurde also vom Marke bis zum Cambium in Tangentialschnitte zerlegt, sodass sich die Formen, die das Cambium nacheinander angenommen hatte, d. h. vom ersten Auftreten bis zum jetzigen Zustande, ohne weiteres verfolgen liessen. Die gebrauchten Wurzeln hatten einen Diameter von $\pm$ 1 mm, wurden in Paraffin eingebettet und mit einem Mikrotom in Serienschnitte von 15 μ zerlegt. Die Schnitte wurden mit Böhmerschem Hämatoxylin gefärbt und von aussen nach innen der Reihe nach numeriert.

Man wird sich vielleicht fragen, ob die Anwendung der Methode von Klinken bei einer so jungen Wurzel wegen der starken Krümmung in tangentialer Richtung überhaupt wohl zuverlässige Resultate gewähren kann.

Die Erfahrung lehrt uns aber, dass, wenn man in den Tangentialschnitten nur den mittleren, also am meisten genau tangential getroffenen Teil berücksichtigt, die Möglichkeit falscher Schlussfolgerungen ausgeschlossen ist. Die Figur 20 zeigt uns einen Querschnitt durch eine junge Wurzel. M ist das Mark und von diesem aus laufen die Radialreihen, nach aussen hin breiter werdend, sich dann und wann verdoppelend. Die erste Zelle jeder neuen Tochterreihe ist mit einem Punkt angedeutet worden. Mit den zwei punktierten Linien, oben und unten, ist nun die Dicke von zwei Tangentialschnitten angegeben worden. Wir sehen, dass nur die Radialwände der äusseren Zellen etwas schiefer in den Tangentialschnitten liegen als wohl erwünscht wäre. Auch eine tangentiale Strecke

von ungefähr fünf Zellen in der Nähe des Markes gibt wohl ein einwandfreies Tangentialbild. Verwechslung von nicht genau radial gestellten Radialwänden mit nicht genau tangential gestellten Tangentialwänden ist nicht möglich, wenn man nicht zu dünne Schnitte anfertigt. Denn bei

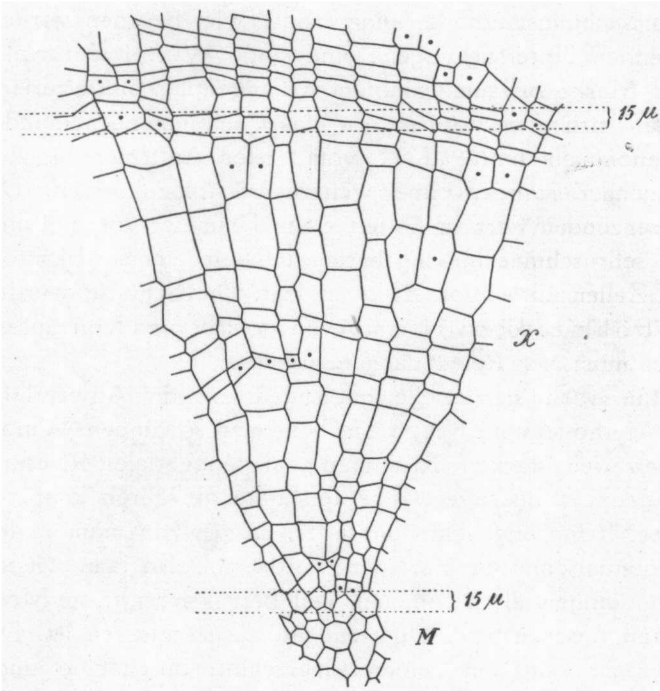


Fig. 20. *Herminiera elaphroxylon*. Querschnitt durch das Xylem einer jungen Wurzel. Mit punktierten Linien sind zwei Tangentialschnitte angedeutet. *M*. Mark. *X*. Xylem. Vergr. 180 ×.

genügender Dicke der Schnitte, werden selbst etwas schief laufende Tangentialwände nie sowohl die obere, als auch die untere Grenze eines und desselben Tangentialschnittes durchschneiden (Vergl. Fig. 20), was jedoch bei den Radialwänden immer der Fall ist, eine Tatsache, welche durch

höheres oder tieferes Einstellen mittels der Mikrometerschraube leicht zu kontrollieren ist.

Genauer untersucht wurden die ersten 31 Schnitte einer ganz in Tangentialschnitte zerlegten Wurzel. Die äusseren fünf Schnitte waren unbrauchbar, der sechste lag schon im Xylem in der Nähe des Cambiums und der letzte (also Schn. 31) in der Nähe des Markes. Ich will nun mit einer Besprechung von Schnitt 30 anfangen (Fig. 21), d. h. vom gezeichneten Schnitt 30, der aber nur eine fünf Zellen breite und sechs Zellen hohe Strecke des ganzen Schnittes darstellt. Wie gesagt, sind nur fünf Zellreihen gezeichnet worden, und überdies die Querwände der angrenzenden Reihen. Die meisten Zellen sind langgestreckt und sehr schmal, ausgenommen die dritte und vierte Reihe (die Zellen 13—34), welche aus kürzeren Zellen zusammengesetzt sind. Die übereinander liegenden Zellen werden durch horizontale Querwände voneinander getrennt. Was sofort auffält, ist das Fehlen irgend welcher Regelmässigkeit in tangentialer Richtung. Es gibt keine zwei nebeneinander liegenden Zellen, welche mit ihren Enden auf derselben Höhe stehen. Dass wir uns hier schon im sekundären, vom Cambium gebildeten Gewebe befinden oder wenigstens in denjenigen primären Zellen, aus denen das Cambium durch Tangentialteilung hervorgegangen ist, geht aus der Tatsache hervor, dass die in diesem Schnitt mit den Zahlen 1 bis 39 numerierten Zellen in allen folgenden näher am Cambium liegenden Schnitten wiederzufinden sind. Die Zellen, die sich als Gefässglieder ausgebildet haben, sind schraffiert worden.

Was die Zelle 18 betrifft, so war diese in diesem Schnitt (also Schn. 30) in die drei Markstrahlzellen a, b und c geteilt worden, was aus Schnitt 31 hervorgeht, wo Zelle 18 noch ungeteilt war. Dasselbe gilt für Zelle 33, die in Schnitt 30 auch schon aus den zwei Zellen d und e besteht. Die meisten Zellen sind auch in Schnitt 31 schon da,

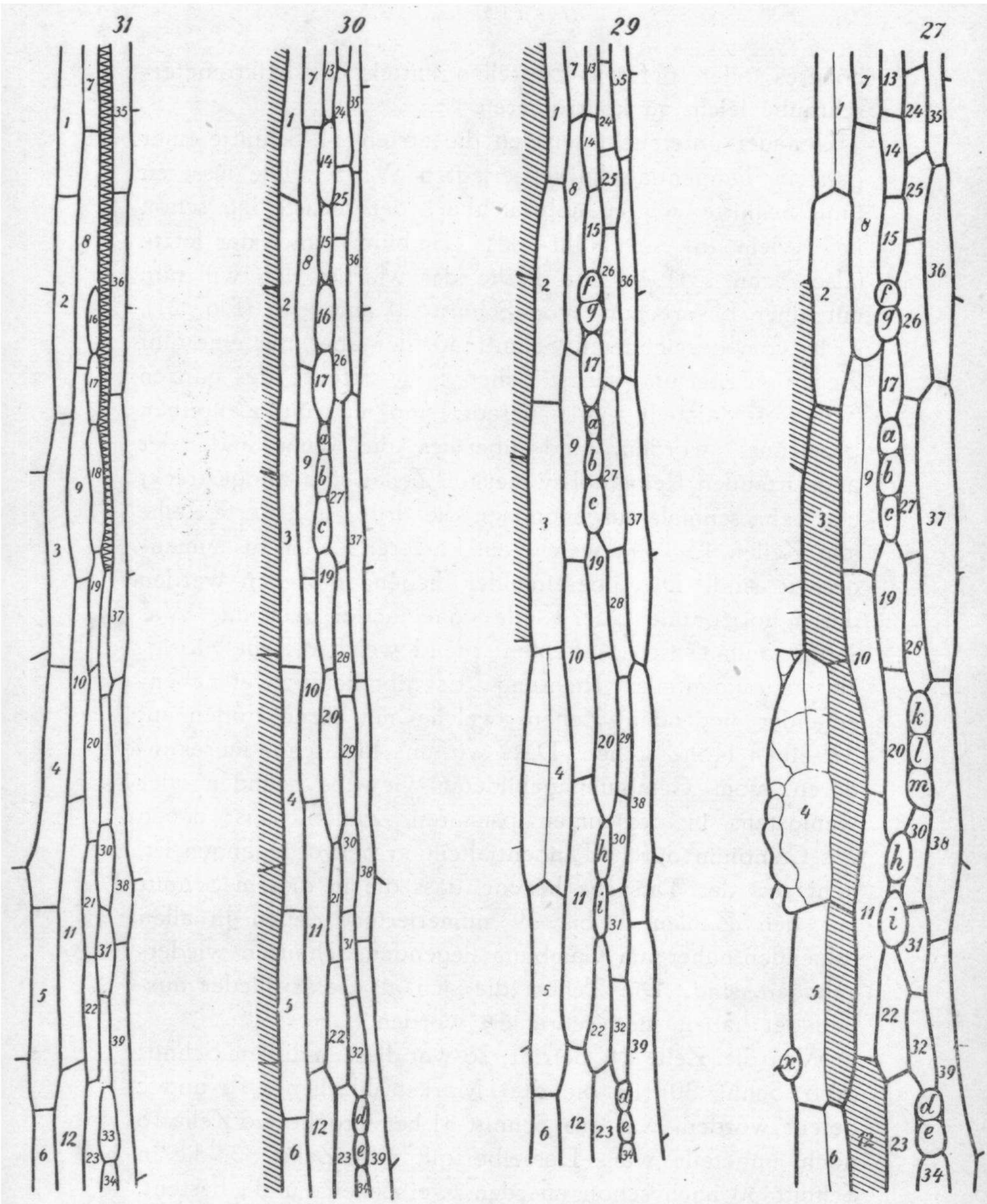


Fig. 21. ***Herminiera elaphroxylon.*** **Tangentialschnittserie durch das Xylem einer jungen Wurzel. Schnitt 31—27. In Schnitt 31 ist ein Protoxylemgefäss sichtbar. Die Gefässe sind schraffiert. Vergr. 180 ×.**

Anm. Diese Figur ist bei der Reproduktion zu wenig verkleinert worden, so dass die Schnittbilder höher sind als in Fig. 22.

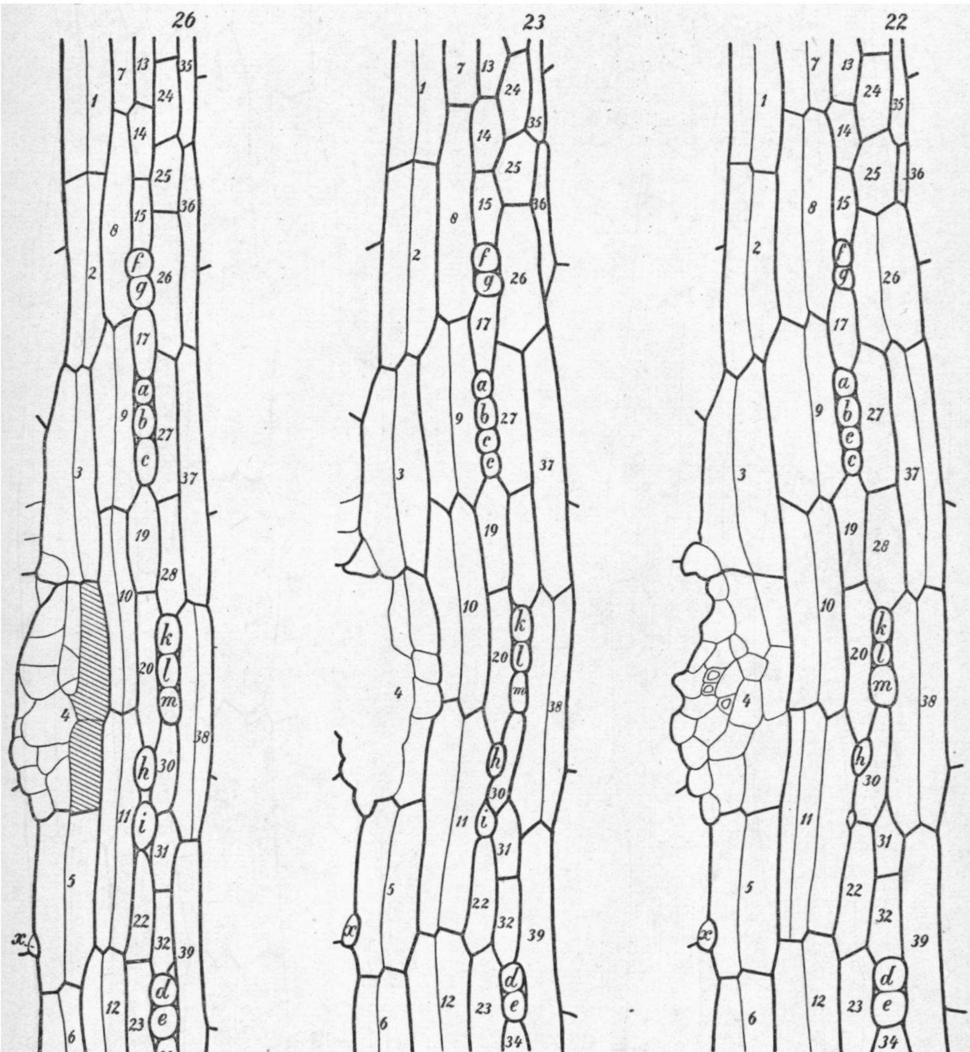


Fig. 22. *Herminiera elaphroxylon.* Tangentialschnittserie durch das Xylem einer jungen Wurzel. Schnitt 26—22. In Schn. 23 sind die kleineren Zellen des grossen Markstrahles nicht mehr gezeichnet. Vergr. 180 ×.

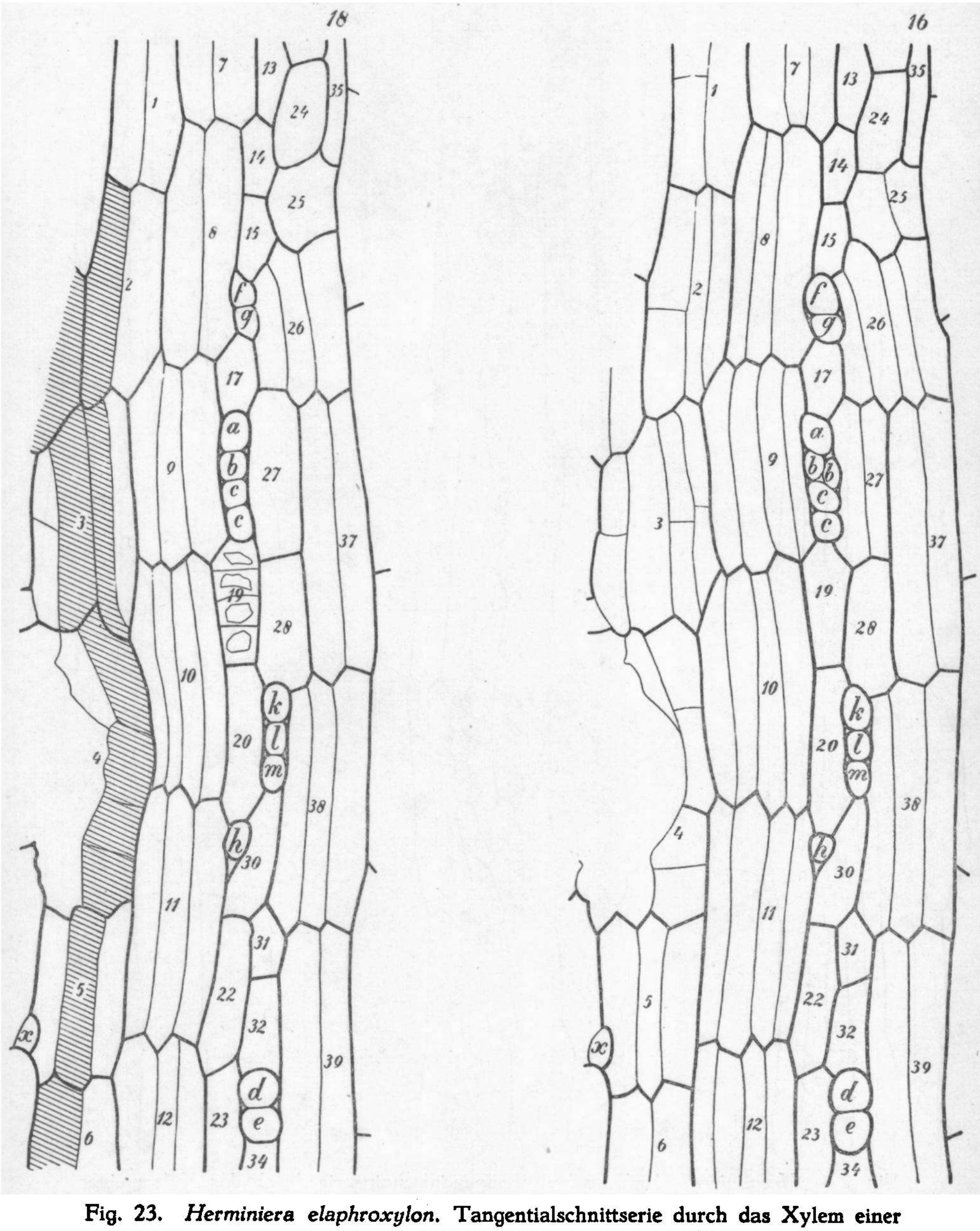


Fig. 23. *Herminiera elaphroxylon*. Tangentialschnittserie durch das Xylem einer jungen Wurzel. Schnitt. 18—16. Vergr. 180 ×.
Anm. Diese Figur ist bei der Reproduktion zu wenig verkleinert, so dass die Schnittbilder höher sind als in Fig. 24.

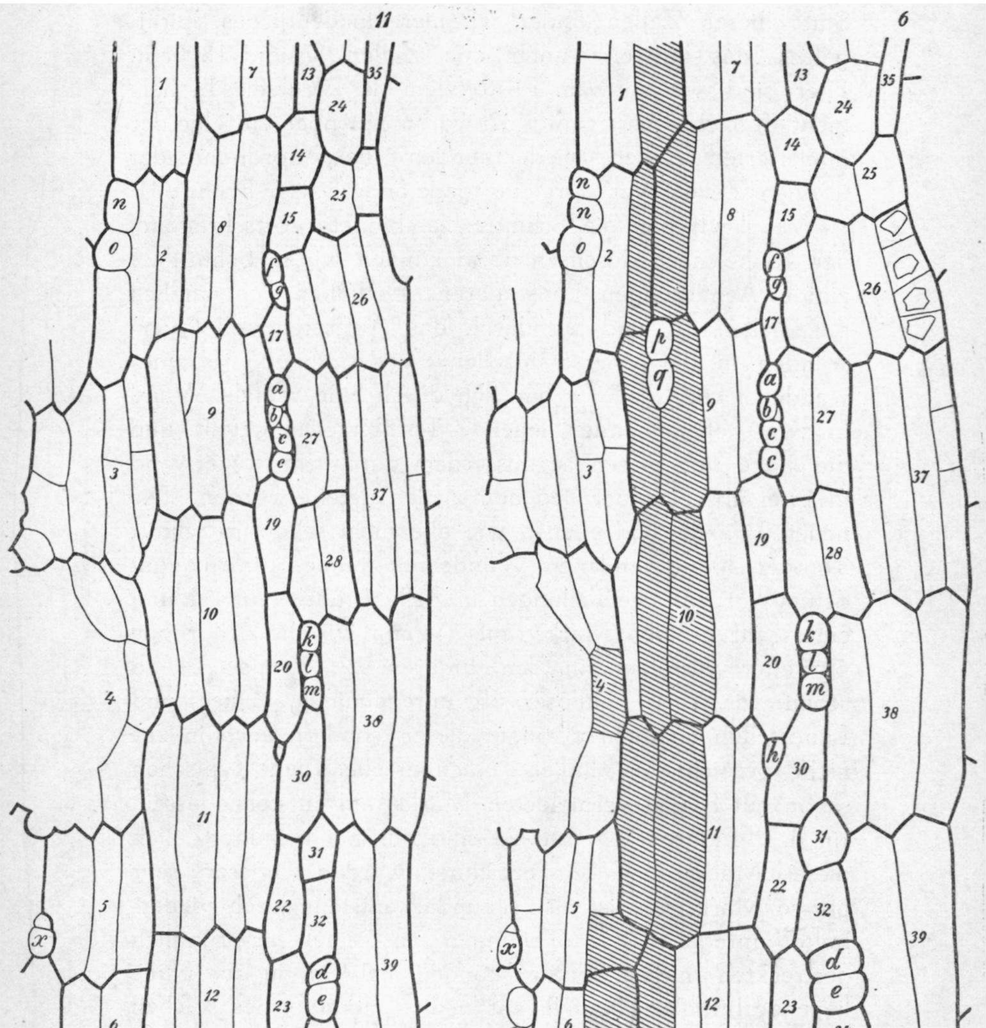


Fig. 24. *Herminiera elaphroxylon.* Tangentialschnittserie durch das Xylem einer jungen Wurzel. Schnitt 11—6. Schnitt 6 liegt in der Nähe des Cambiums. Vergr. 180 ×.

ausgenommen die Zellen 13, 14, 15, 24, 25, 26 und 27. Statt dieser Zellen finden wir hier ein deutliches Spiralgefäss, das teilweise unter den Zellen 17 und 18 liegt. Hier sind wir also im Protoxylem der Wurzel. In dem nicht gezeichneten Schnitt 32 waren nur noch einzelne der numerierten Zellen wiederzufinden, die Anordnung der übrigen Zellen war dort eine ganz andere als in Schnitt 31.

Wenn wir nun die Schnitte, cambiopetal fortschreitend, der Reihe nach durchsehen, so können wir in Schnitt 29 einige Aenderungen konstatieren. Es haben sich nämlich die Zellen 16 und 21 durch das Auftreten von Querwänden in die Markstrahlzellen f und g, h und i, umgewandelt. Die Zelle 4 hat sich durch eine radiale Wand in zwei nebeneinander liegende Tochterzellen geteilt, und die linke von diesen ist ausserdem durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt worden. Die neuen Wände sind ebenso wie alle nicht schon im Schnitt 31 oder 30 vorhandenen Wände mit dünnen Linien angedeutet worden. Die Teilungen in Zelle 4 führen zur Bildung eines sehr grossen Markstrahls. Wenn wir die Zellgruppe 4 weiter verfolgen in den Figuren 22, 23 und 24, so sehen wir, dass zahllose, oft unregelmässige Quer- und Längsteilungen nicht allein in dieser, sondern auch in der nicht gezeichneten linken Nachbarzelle, den typischen schon auf S. 668 vermeldeten Markstrahl entstehen lassen. In den Figuren 23 und 24 sind nur noch einige Zellen dieses Markstrahles eingezeichnet worden. Dieser sehr grosse Markstrahl ist also sekundär, entsteht durch wiederholte unregelmässige Teilungen aus einer ursprünglich gestreckten Initiale. Später können mehrere, in der Nähe liegende Initialen ebenfalls mit in die Bildung eines solchen Markstrahles hineingezogen werden.

Schnitt 27 zeigt uns erstens wieder eine Umwandlung einer gestreckten Initiale in Markstrahlinitialen, d. h. Zelle 29 geht durch Querteilung in die Zellen k, l und m über,

zweitens können wir in diesem Schnitt neue Radialwände finden in den Zellen 1, 5, 6, und 9. Wie wir sehen werden, ist dies der erste Beginn der Etagenbildung. Sehr deutlich ist z. B. zwischen den Zellen 5 und 6 wieder das Auftreten der typischen Wandbrechungen wahrzunehmen. Die Markstrahlzelle x ist durch das Auftreten einer schiefen Wand in dem unteren Ende der rechten Nachbarzelle von 5 entstanden.

In Schnitt 26 (Fig. 22) sind auch die Zellen 2, 3, 10, 11, 12 und 38 durch Radialteilung verdoppelt worden. Dass die Wandbrechungen sofort nach dem Auftreten einer neuen Wand noch nicht da oder nur schwach entwickelt sind, davon gibt Zelle 38 uns ein deutliches Bild. In Schnitt 26 ist unten noch gar keine Wandbrechung zu finden, während diese oben nur sehr undeutlich ist. In Schnitt 23 aber sind sie beide sehr stark entwickelt. Auch das Entstehen von Zwischenstücken an Stellen wo vier Wände zusammenkommen, ist oft zu beobachten. So kommen z. B. in Schnitt 26 zwischen den Zellen 1 und 2 vier Zellwände in einem Punkt zusammen. In Schnitt 22 ist aber durch das Gegeneinanderwachsen der rechten oberen und linken unteren Zelle ein Zwischenstück entstanden. Kehren wir zurück zu Schnitt 26, so sehen wir, dass sich in Zelle 3 am unteren Ende eine kleine Zelle abgetrennt hat.

Schnitt 23 zeigt uns, dass die Markstrahlzelle c sich in zwei übereinander liegende Markstrahlzellen geteilt hat. Was den Markstrahl h—i betrifft, so sind diese zwei Zellen viel kürzer geworden als sie in Schnitt 29 waren. Dadurch ist zuerst ein interzellulärer Raum zwischen ihnen entstanden (Schn. 27, 26), und schliesslich in Schnitt 23 sind sie ganz voneinander getrennt worden. Die untere, also Zelle i, wird in den folgenden Schnitten (Schn. 22, 18) ganz verschwinden. Einer ähnlichen Tatsache begegnen wir in der Zelle 36. Wenn wir diese Zelle in den Schnitten 26—23—22—18 verfolgen, so sehen wir

ein stetiges Kürzerwerden und schliesslich ein völliges Verschwinden.

In Schnitt 22 sind Radialwände aufgetreten in den Zellen 8, 11, 26 und 37. In Zellgruppe 11 finden wir nun schon 3 Zellen nebeneinander. Wenn wir diesen Schnitt mit Schnitt 30 vergleichen, so stellt sich heraus, dass der tangentiale Durchmesser nicht nur durch das Auftreten von Radialteilungen grösser geworden ist, sondern dass die Zellen auch stark in die Breite gewachsen sind.

Es hat keinen Sinn, bei jedem Schnitt eine Aufzählung der neu aufgetretenen Radialwände zu geben, weil diese ohne weiteres in den Zeichnungen zu sehen sind. Wenn wir die Figuren 23 und 24 nacheinander durchsehen, so sehen wir, dass in Schnitt 18 schon mehrere Etagen von drei Zellen und in Schnitt 16 von 4 Zellen da sind, mit schönen dachförmigen und trapezförmigen Enden. In den Schnitten 11 und 6 ist das Vorkommen von vielen deutlichen, obgleich noch nicht sehr breiten Etagen nicht mehr zu leugnen, und man kann sich das spätere Tangentialbild sehr leicht durch das Auftreten noch mehrerer Radialteilungen entstanden denken. Wenn wir Schnitt 6 mit Schnitt 30 vergleichen, so zeigt sich, dass die mittlere Breite der Zellen sich ungefähr verdoppelt hat.

Es gibt noch einige Tatsachen, die ich kurz besprechen will. Wir sahen schon, dass an der Stelle, an der in Schnitt 31 das Protoxylem war, in den folgenden Schnitten kürzere Zellen vorkommen, und dass mehrere von diesen Zellen durch Querteilungen in Markstrahlzellen übergegangen sind. Dadurch, dass in diesen Markstrahlzellen kein beträchtliches tangentiales Wachstum mehr stattfinden kann, werden auch die zwischenliegenden gestreckten Initialen nicht in dem Masse tangential ausgedehnt, sodass Radialteilungen auftreten müssten. So sind z. B. in Schnitt 16 die Zellen 13, 14, 15, 17, 19, 20, 30, 22, 23 und 34 noch ungeteilt geblieben, was auch in Schnitt 6 noch der

Fall ist. Ausser den sehr früh aus diesen kürzeren Zellen entstandenen Markstrahlen, kommen auch neue hinzu, welche auf die schon früher beschriebene Weise aus gestreckten Initialen entstehen. So z. B. in Schnitt 16, wo in der linken Zelle der Etage 2 eine Querwand aufgetreten ist. In Schnitt 11 ist die obere der zwei entstandenen Tochterzellen durch eine Querwand in die zwei schon abgerundeten Markstrahlzellen n und o geteilt worden, und in Schnitt 6 ist dieser Markstrahl schon dreizellig. In demselben Schnitt ist in der rechten Zelle der Etage 37 der Beginn einer Markstrahlbildung sichtbar. Etwas abweichend ist die Bildung der in Schnitt 6 sichtbaren Markstrahlzellen p und q gewesen. Schnitt 11 zeigt uns, dass dieser Markstrahl durch das Auftreten einer etwas schiefen Längswand sozusagen aus Zelle q herausgeschnitten worden ist.

Auch in den Etagen 3 und 5 sind einige Unregelmässigkeiten zu finden, nämlich Querwände, die nicht zu einer Markstrahlbildung führen. So sind in Schnitt 16 (Fig. 23) in Etage 3 schon drei Querwände vorhanden, die in Schnitt 6 (Fig. 24) ungeändert wiederzufinden sind, ohne dass Markstrahlen gebildet worden sind. Wahrscheinlich steht diese Tatsache mit der Entwicklung des grossen Markstrahles in Zusammenhang. Es kommt jedenfalls öfter vor, dass in der Nähe dieser Markstrahlen Querteilungen in den gestreckten Initialen zu finden sind. Auch in den Zellen 19 (Schn. 18) und 26 (Schn. 6) kommen Querwände vor, doch dies sind keine Querwände, die in den Initialen selbst aufgetreten sind, sondern in den in Holz übergehenden Tochterzellen. Jede der genannten Zellen ist von drei Querwänden in vier übereinanderliegende kristallführende Parenchymzellen geteilt worden.

Schliesslich muss noch auf die Tatsache hingewiesen werden, dass in Schnitt 6 u.a. die Etagen 2 und 8 und auch

3 und 9 in tangentialer Richtung ungefähr auf derselben Höhe liegen, sodass man, wenn die ursprünglichen Trennungsflächen nicht mit dicken Linien angedeutet wären, die Grenzen nicht leicht hätte wiederfinden können. Jedoch liegt in Schnitt 30 (Fig. 21) die Zelle 8 bedeutend höher als Zelle 2 und 9 höher als 3; wie kommt es nun, dass diese scharfe Trennung der einzelnen Zellen später oft verloren geht, wenn aus diesen Zellen, durch das Auftreten wiederholter Radialteilungen, Etagen hervorgegangen sind? Die Erklärung ist in dem Verhalten der zwischen den vertikalen Zellreihen liegenden Trennungsflächen zu suchen. So ist z. B. die Trennungsfläche zwischen den Zellreihen 1—6 und 7—12 in Schnitt 30 eine gerade, vertikale Linie, was in Schnitt 11 und 6 aber nicht mehr der Fall ist. Dort sehen wir, dass einzelne Teile dieser Fläche wie Endflächen der gestreckten Initialen fungieren. So ist derjenige Teil der ganzen vertikalen Fläche, der in Schnitt 30 (Fig. 21) die Zellen 2 und 9 voneinander trennt, in Schnitt 18 (Fig. 23) als eine der zwei Endflächen des unteren dachförmigen Endes der Zelle 2 wiederzufinden. Dasselbe gilt u. a. auch für die Fläche zwischen den Zellen 1 und 8. (Vergl. dafür Schn. 30 mit Schn. 6!). Solche Endflächen sind an ihrer etwas anormalen Länge noch leicht zu erkennen, wie dies in Schnitt 18 zwischen den Etagen 2 und 9 der Fall ist. Wenn nun aber wie aus Schnitt 11 hervorgeht, die Zelle 2 sich durch eine Radialwand teilt und diese neue Wand sich in der erwähnten Fläche ansetzt, sodass diese sich in eine gebrochene Fläche umwandelt, so wird es unmöglich, in der scheinbar ununterbrochenen Zickzacklinie zwischen den Etagen 2 + 8 und 3 + 9 die ursprüngliche Trennungswand zwischen den Etagen 2 und 9 wiederzufinden. Dies ist wohl noch möglich bei der Fläche zwischen den Etagen 10 und 3. Doch wenn sich auch in dieser Fläche im Laufe der Zeit mehrere Radialwände ansetzen, sodass sie vielfach gebrochen

wird, wird auch sie nicht mehr wiederzufinden sein und die zwei Etagen 3 und 9 zusammen werden eine scheinbar einheitliche Etage bilden, oben und unten von einer ziemlich regelmässigen Zickzacklinie begrenzt. Infolge dieser Tatsache wird also die Länge der Etagen in tangentialer Richtung oft grösser sein, als man in Bezug auf die primäre Struktur erwarten könnte.

Die Umwandlung einzelner Teile der ursprünglichen vertikalen Trennungswände in schiefe Endflächen, ist auch noch die Ursache einer anderen Erscheinung. Wenn wir eine solche schiefe Endfläche z. B. zwischen den Etagen 1 und 8 in Schnitt 6 (Fig. 24) ins Auge fassen und annehmen, dass die als Gefässglied schraffierte Zelle der Etage 8 sich durch eine radiale Wand, die in der erwähnten Endfläche angreift, teilt, so ist es deutlich, dass die linke Tochterzelle kürzer sein wird als die übrigen Zellen dieser Etage. In den Etagen 2 und 26 sind solche kleineren Zellen in der Tat zu finden. Die rechte Zelle in 2 und die linke Zelle in 26 sind bedeutend kleiner als die übrigen Zellen in denselben Etagen. Hieraus erklärt sich ungezwungen die Tatsache, dass im älteren Etagencambium und -holze unserer Versuchspflanze die Etagen in tangentialer Richtung meistens nicht plötzlich enden, sondern dass ihre Höhe oft allmählich abnimmt, sodass die äusseren Zellen sehr viel kleiner sind als diejenigen, die sich in der Mitte derselben Etage befinden. Sehr schön sind zwei solcher niedriger werdenden Etagen in Mikro-

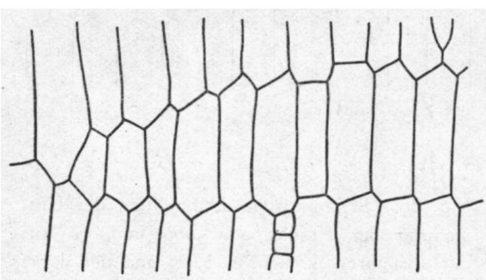


Fig. 25. *Herminiera elaphroxylon*. Tangentialschnitt durch das Xylem einer älteren Wurzel. Das Kleinerwerden der Zellen am Rande einer Etage. Vergr. 130 ×.

photo 5 Tafel I zu sehen (Etagen *a* und *b*). Ein extremer, doch ziemlich oft vorkommender Fall ist in Fig. 25 abgebildet worden.

Wie wir uns einen solchen Zustand entstanden denken können, ist in der schematischen Figur 26 angegeben worden. In A sehen wir die 3 primären Zellen *a*, *b* und *c*, aus denen Cambiumzellen entstehen werden. Wenn nun jede dieser ursprünglichen Cambiumzellen, durch das Auftreten der Radialteilungen, eine Etage von drei Zellen gebildet hat, wird infolge des früher besprochenen Einflusses des Minimalflächengesetzes der in B dargestellte Zustand zustande kommen. Erstens sind also die dachförmigen Enden entstanden, aber ausserdem sind auch noch weitere Aenderungen aufgetreten. Wenn die mit dicken Linien angedeuteten Teilstücke der ursprünglichen geraden Fläche *pq* auch in B noch in derselben Lage wären, würden an verschiedenen Stellen (in der Figur mit Punkten angegeben) sehr scharfe Winkel vorkommen, was aber mit dem Prinzip der kleinsten Flächen unvereinbar ist. Durch das Auftreten der in B sichtbaren Wandbrechungen

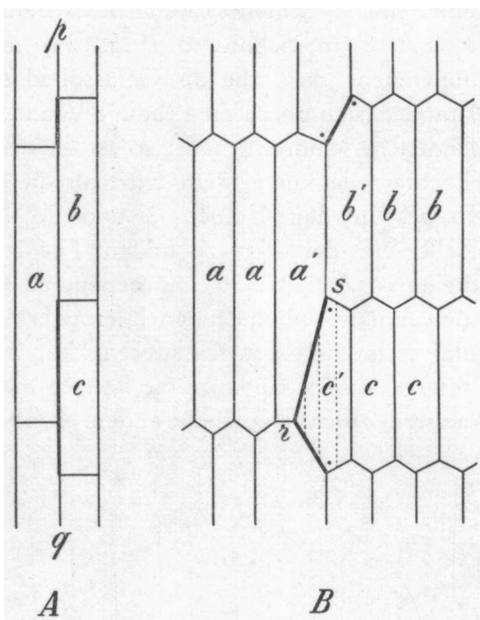


Fig. 26. Schematische Darstellung der Entstehung der Etagen *aaa'* *bbb'* und *ccc'* aus den primären Zellen *a*, *b*, *c*, und der dabei auftretenden Wandbrechungen.

in der vertikalen Trennungswand, sind nun die Verhältnisse viel besser geworden, obgleich noch nicht alle Winkel 120° sind. Wenn nun weitere Radialteilungen auftreten, u. a. auch in der Zelle c′ (einige davon sind mit punktierten Linien angegeben worden), so werden an dieser Seite der Etage fortwährend kleinere Tochterzellen abgegeben. Weil die Strecke *rs* während des Auftretens dieser Radialteilungen und des daraus resultierenden Grösserwerdens der Etagen länger werden soll und also die Neigung zur Radialebene grösser wird, so wird das Kleinerwerden der Zellen nach diesem Ende der Etage hin ein sehr regelmässiges sein, wie dies auch bei der in Figur 25 dargestellten Etage tatsächlich der Fall ist. Es ist selbstverständlich, dass auch die späteren Radialteilungen in Zelle a′zu denselben Verhältnissen führen müssen, wie diese für Zelle c′ beschrieben worden sind.

Fassen wir die Hauptresultate dieses Paragraphen zusammen, so ergibt sich folgendes:

Bei *Herminiera elaphroxylon* ist im primären Wurzelgewebe, aus dem das Cambium durch das Auftreten tangentialer Teilungswände hervorgeht, kein Etagenbau vorhanden. Die primären Zellen, aus denen die Cambiuminitialen entstehen, sind langgestreckt, mit horizontal gestellten Endflächen. Sie sind in vertikalen Reihen angeordnet und stehen nie mit ihren Nachbarzellen auf gleicher Höhe. Demzufolge ist das Cambium in seiner ursprünglichen Gestalt ungeschichtet. Dadurch, dass das Weiterwerden des anfänglich nur kleinen Cambiumringes durch das Auftreten radialer Teilungswände in den Initialen zustande kommt, werden allmählich in tangentialer Richtung mehr oder weniger weit sich ausstreckende Etagen gebildet [1]).

---

[1]) Sehr interessant ist in dieser Hinsicht eine Bemerkung Halliers (1859), der über *Aeschynomene mirabilis* Kotschy (= *Herminiera elaphroxylon!*) sagt: "Während in der Nähe der Markscheide die Zellen des Holzparenchyms, ähnlich denen des Markes, wie Mauersteine aneinander gefügt sind, liegen die Wände benachbarter Zellen, je mehr man sich der

Ausserdem können angrenzende Etagen, wenn sie nicht auf allzu verschiedener Höhe liegen und wenn ihre Zellen ungefähr die gleiche Länge besitzen, miteinander verschmelzen, sodass sehr breite, scheinbar einheitliche Etagen entstehen können.

B. DAS ETAGENCAMBIUM ANDERER PFLANZEN.

Nachdem wir den Bau und die Entstehung des Etagencambiums in der Wurzel der *Herminiera elaphroxylon* ausführlich dargestellt haben, können wir uns folgende Fragen stellen:

1. Stellt der Etagenbau eine nur bei vereinzelten Pflanzenarten auftretende Erscheinung dar, oder gibt es viele Etagencambien?

2. Sind jene Etagencambien alle dem für *Herminiera* beschriebenen gleich was betrifft: *a.* Die typische Zellform; *b.* Die Vermehrung der radialen Reihen; *c.* Die Entstehungsweise.

Fangen wir an mit 1, so finden wir bei v. Höhnel (1884) die Meinung vertreten, dass „Stockwerkartiger Aufbau" eine Eigentümlichkeit darstellt, die nur auf tropische Hölzer beschränkt bleibt. In der Tat gibt es sehr viele solcher Etagenhölzer und hat u.a. Janssonius (Moll u. Janss. 1906—'26) gefunden, dass 37 (d. h. $\pm$ 5 %) der bisher von ihm untersuchten javanischen Holzarten, mehr oder weniger deutlichen Etagenbau besitzen. Wie u.a. Klinken (1914, S. 5, Anm.) angibt, ist der stockwerkartige Aufbau aber keineswegs wie v. Höhnel meinte, eine auf aussereuropäische Hölzer beschränkte Eigentümlichkeit, sondern es sind auch bei einheimischen Pflanzen Stockwerke zu finden, und oft auch hier mit blossem Auge sichtbar.

Rinde nähert, um so mehr in einer Ebene, sodass sich in dem grössesten Theile des Holzkörpers Schichten bilden, deren Höhe eine Zelle beträgt". Er hat also schon 1859 den Etagenbau gesehen und auch konstatiert, dass dieser erst in einiger Entfernung des Markes auftritt.

So beschreibt Janssonius (1911, 1923) den Etagenbau des Holzes von *Cytisus laburnum* und des Phloems und Xylems von *Cochlearia armoracia* (Wurzel). Ich selbst konnte Etagen nachweisen im Cambium vieler fleischiger, schnell in die Dicke wachsender Wurzeln; u.a. bei *Raphanus sativus* (auch bei der Var. *radicula*), *Gentiana lutea, Scorzonera hispanica, Althaea officinalis, Glycyrrhiza glabra.*

Auch fossil ist der Etagenbau bekannt. So hat Kräusel (1922) ihn beschrieben bei *Caesalpinioxylon palembangense* Kräusel, und *Tarrietioxylon sumatrense* Kräusel.

Die obengenannten Angaben beziehen sich meistens auf Etagenbau im Holze oder im Baste; wie aber früher gezeigt worden ist, können nur Etagen entstehen, wenn das Cambium ein Etagencambium ist. Angaben über Etagencambien selbst finden wir u.a. bei Bailey (1923).

Um die unter Frage 2 genannten Punkte beantworten zu können, habe ich von einigen, zu verschiedenen Familien gehörenden Pflanzen das Cambium selbst auf Tangentialschnitte untersucht.

Fangen wir mit dem Stengelcambium der *Herminiera elaphroxylon* [1]) an, so zeigen sich nur geringe Unterschiede vom ausführlich beschriebenen Wurzelcambium. Untersuchen wir einen Stengel von 32 mm. Durchmesser, so finden wir dort ebenso schöne Etagen, wie wir in der Wurzel kennen gelernt haben. Auch die Form der Cambiumzellen ist dieselbe; es sind also sehr regelmässige, rechteckige Prismen mit dachförmigen Enden. Die Neigung der zwei Endflächen, aus denen diese dachförmigen Zellenden zusammengesetzt sind, und welche in der Wurzel immer Winkel von nahezu 120° bilden, ist im Stammescambium meistens weniger gross, sodass selbst Winkel von 90° vorkommen. Ausser den normalen, dachförmigen Zellenden, gibt es auch hier viele trapezförmige Zellenden, welche

[1]) Material aus Buitenzorg. Vergl. S. 631.

also darauf hinweisen, dass die Vermehrung der Cambiumzellen durch das Auftreten radial gestellter Teilungswände genau so zustande kommt, wie oben für die Wurzel beschrieben worden ist. In dünneren Stengeln sind die Etagen weniger gross, d.h. sie strecken sich in tangentialer Richtung nicht so weit aus. In sehr jungem Zustande ist im Cambium gar kein Etagenbau vorhanden, und die Zellen stehen ebenso wie im Mark auf sehr verschiedener Höhe.

Eine *Papilionacea*, welche in anatomischer Hinsicht der *Herminiera* sehr ähnlich ist, ist *Aeschynomene indica* L. [1]) Untersucht wurde ein Stengel von 12 mm. Durchmesser. Die Höhe der Etagen beträgt ± 150 μ; die Breite der Cambiumzellen ± 15—20 μ. Auch hier sind die Winkel der dachförmigen Enden kleiner als 120°, bisweilen sogar kleiner als 90°. Regelmässige, trapezförmige Enden kommen vor.

Bei *Erythrina corallodendron* L. [1]) sind im untersuchten, 10 mm. dicken Stengel die Cambiumetagen etwas höher, nl. 250—300 μ; die Breite der Cambiumzellen beträgt ± 25—30 μ. Durch das Vorkommen vieler, oft ziemlich grosser Markstrahlen, werden die Etagen in tangentialer Richtung öfters unterbrochen. Die dachförmigen Enden sind ziemlich scharf, meistens kleiner als 90°; in den trapezförmigen Enden sind die horizontalen Endflächen bisweilen etwas schief gestellt.

In einer 2 cm. dicken Wurzel von *Glycyrrhiza glabra*, [2]) dem Süssholz, wechseln in der Länge laufende, ± 150 μ breite Markstrahlen und ebenso breite Bänder gestreckter Cambiumzellen regelmässig ab. Die gestreckten Cambiumzellen sind in sehr deutlichen, ± 150 μ hohen Etagen angeordnet. Die Breite der einzelnen Cambiumzellen beträgt ± 15—20 μ. Wie aus Fig. 27a hervorgeht, ist die Form

---

[1]) Material aus Buitenzorg. Vergl. S. 631.

[2]) Material aus dem Botanischen Garten zu Groningen.

der Cambiumzellen nicht so schematisch, wie bei den vorhergehenden Pflanzen. Die Radialwände sind nicht immer gerade Flächen, sondern oft etwas wellig, und auch die dachförmigen Enden sind weniger regelmässig und meistens ungleich gross; entweder wie die früher beschriebenen aus zwei geraden Endflächen zusammengesetzt, oder einigermassen in eine Spitze ausgezogen. Die Zellen sind offenbar nachträglich etwas länger geworden durch das Auftreten eines beschränkten Spitzenwachstums, wodurch die Zellenden zwischeneinanderhineingewachsen sind. Es ist selbstverständlich, dass infolge dieser Unregelmässigkeiten auch die eventuell auftretenden trapezförmigen Zellenden sich weniger regelmässig gestalten werden. In der Figur sind die trapezförmigen Enden mit einem Punkt bezeichnet. Die Seitenflächen dieser Enden sind oft etwas gebogen und meistens ungleich gross, sodass die Endflächen nicht genau horizontal, sondern mehr oder weniger schief gestellt sind. Zwischen den Zellen x und x' ist eine junge Radialwand zu sehen; dadurch sind die ursprünglich geraden Endflächen der Mutterzelle an den Punkten der Ansatzstellen der neuen Wand in gebrochene Flächen übergegangen, wodurch u.a. in einer unterliegenden Zelle ein trapezförmiges Ende entstanden ist. Zur Rechten dieser Zelle streckt die betreffende Etage sich nicht weiter aus, sondern wird dort von zwei etwas weniger hohen Etagen begrenzt.

Sehr schöne Etagen besitzt auch das Cambium von *Phaseolus multiflorus* [1]) im von mir untersuchten Hypocotyl. In Fig. 27b ist eine solche Etage abgebildet. Die etagenbildenden gestreckten Cambiumzellen liegen zwischen den sehr breiten und hohen Markstrahlen. Die Höhe der Etagen beträgt 90—150 μ, die Breite der Cambiumzellen $\pm$ 20 μ. Die Winkel der dachförmigen Enden sind meistens ziemlich gross, bisweilen 120°, aber auch wohl kleiner als

[1]) Material aus dem Botanischen Garten zu Groningen.

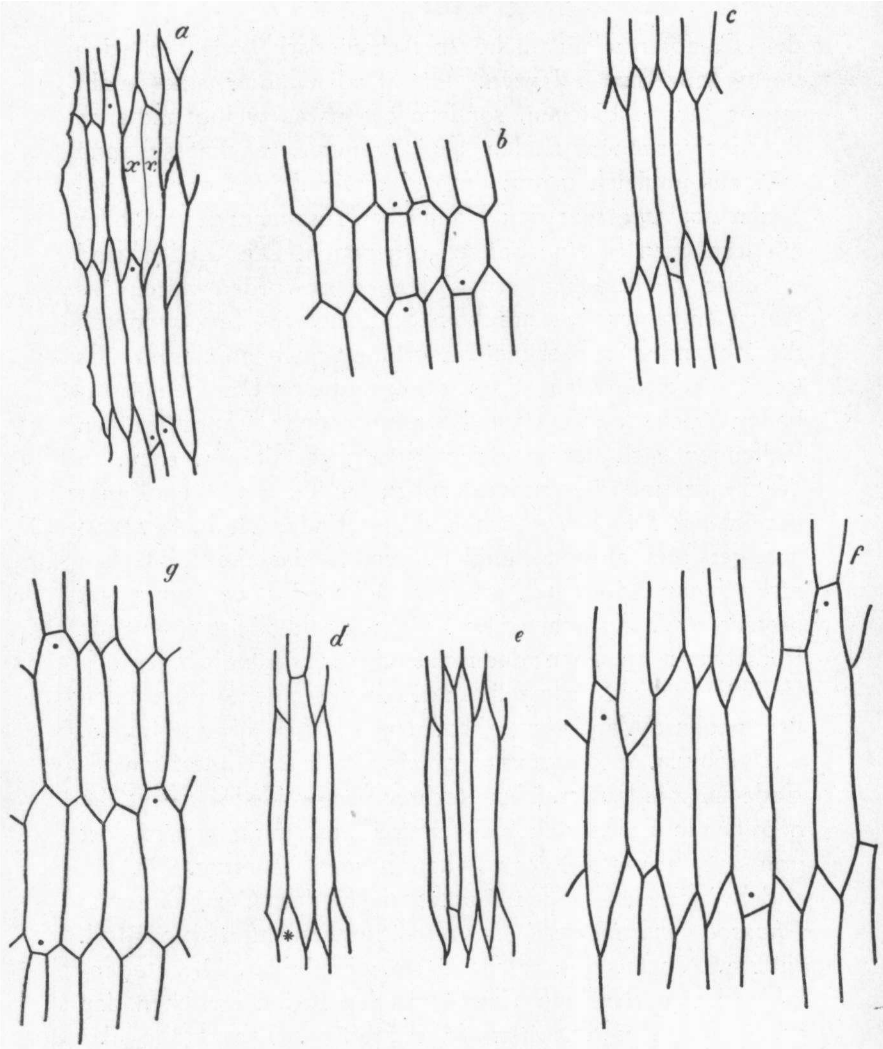


Fig. 27. Tangentialschnitte durch das Etagencambium folgender Pflanzen: *a. Glycyrrhiza glabra,* Wurzel (Diameter 20 mm). *b. Phaseolus multiflorus,* Hypocotyl (Diam. 10 mm). *c. Cytisus, laburnum* Stamm (Diam. 60 mm). *d. Raphanus sativus,* Wurzel (Diam. 4 mm). *e.* Wie d, höhere Einstellung. *f. Gentiana lutea,* Wurzel (Diam. 15 mm). *g. Scorzonera hispanica* Wurzel (Diam. 10 mm). Vergr. 180 ×.

90°. Einige deutliche, trapezförmige Enden sind in der Figur mit Punkten bezeichnet. An einigen Präparaten war bei Einstellung auf verschiedene Tiefe sehr schön das Auftreten einer neuen Radialwand und der dabei stattfindende Übergang eines trapezförmigen Zellendes in zwei dachförmige Enden zu beobachten. Die trapezförmigen Zellenden sind regelmässig, mit meistens ziemlich genau horizontalen Endflächen.

Schliesslich wurde von den *Papilionaceeen* das Cambium eines 6 cm. dicken Stammes von *Cytisus laburnum* untersucht. [1]) Auch hier wird der Etagenbau von den Markstrahlen, welche sehr verschiedene Höhe und Breite besitzen, gestört. Die gestreckten Cambiumzellen sind in ± 150 μ hohen Etagen angeordnet (Fig. 27c); die Breite der Zellen beträgt ± 15—20 μ. Die dachförmigen Zellenden sind sehr scharf, oft mit Winkel von 45°. Ebenso wie bei *Glycyrrhiza glabra* findet hier offenbar ein beschränktes Spitzenwachstum der gestreckten Cambiumzellen statt, wodurch diese scharfen Enden oft ungleich werden. Die trapezförmigen Enden (in der Figur mit einem Punkte markiert) besitzen häufig schiefe Endflächen.

Wir sehen also, dass bei den *Papilionaceeen* das Etagencambium im Wesentlichen dem für die Wurzel der *Herminiera elaphroxylon* beschriebenen gleich ist. Die Zellform ist oft etwas weniger schematisch; die dachförmigen Enden sind häufig etwas schärfer, sodass selbst Winkel von 45° vorkommen; in den trapezförmigen Zellenden sind die sonst horizontalen Endflächen oft etwas schief gestellt. Das Vorkommen dieser Zellenden weist übrigens darauf hin, dass die Vermehrung der Cambiumzellen in tangentialer Richtung genau so stattfindet, wie dies früher beschrieben worden ist.

In der Familie der *Cruciferen* gibt es einige Arten mit

---

[1]) Material aus dem Botanischen Garten zu Groningen.

deutlichem Etagenbau im Cambium. Sehr schön ist dieser Etagenbau in der Wurzel von *Cochlearia armoracia* [1]), bei welcher Pflanze auch im Holz und Bast die Etagen wiederzufinden sind (vergl. Janssonius 1923 S. 361). Eine Unterscheidung in Markstrahlcambiumzellen und gestreckte Cambiumzellen ist hier nicht möglich. Alle Cambiumzellen sind einander gleich und stehen in mehr oder weniger weit ausgedehnten Etagen, deren Höhe $\pm$ 200 μ beträgt. In sehr jungen Würzelchen sind die Etagen aus nur 2 oder 3 nebeneinander liegenden Cambiumzellen zusammengesetzt. Obgleich der Etagenbau, wie gesagt, bei dieser Pflanze auch im Phloem und Xylem erhalten bleibt, so ist es jedoch nicht möglich, Änderungen, welche früher im Cambium stattgefunden haben, an weit entfernten Stellen im Xylem oder Phloem einwandfrei nachzuweisen. Im Xylem sind es die weiten Gefässe und die oft beträchtliche, extracambial auftretende Abrundung der Ersatzfasern (aus denen fast das ganze Xylem zusammengesetzt ist), welche störend wirken, während im Phloem ausser der Abrundung der Bastparenchymzellen auch die Dilatation ein störendes Element darstellt. Ausserdem können die Längswände, die bei der Siebbündelbildung in den jungen Bastzellen auftreten, leicht zur Verwechselung mit im Cambium entstandenen Radialwänden führen.

Die Methode von Klinken kann hier also nicht ohne weiteres angewendet werden. Wenn man aber nur den Bast- und Holzteil in der Nähe des Cambiums berücksichtigt, und der untersuchte Phloemteil keine Siebbündelanlagen enthält, kann man an nicht zu dicken Wurzeln das Auftreten der Radialwände auf Tangentialschnitten ziemlich genau verfolgen. In fig. 28 ist aus einer Schnittserie von 38 Tangentialschnitten der erste, im Xylem liegende, der letzte, im Phloem liegende und der 25., im

[1]) Material aus dem Botanischen Garten zu Groningen.

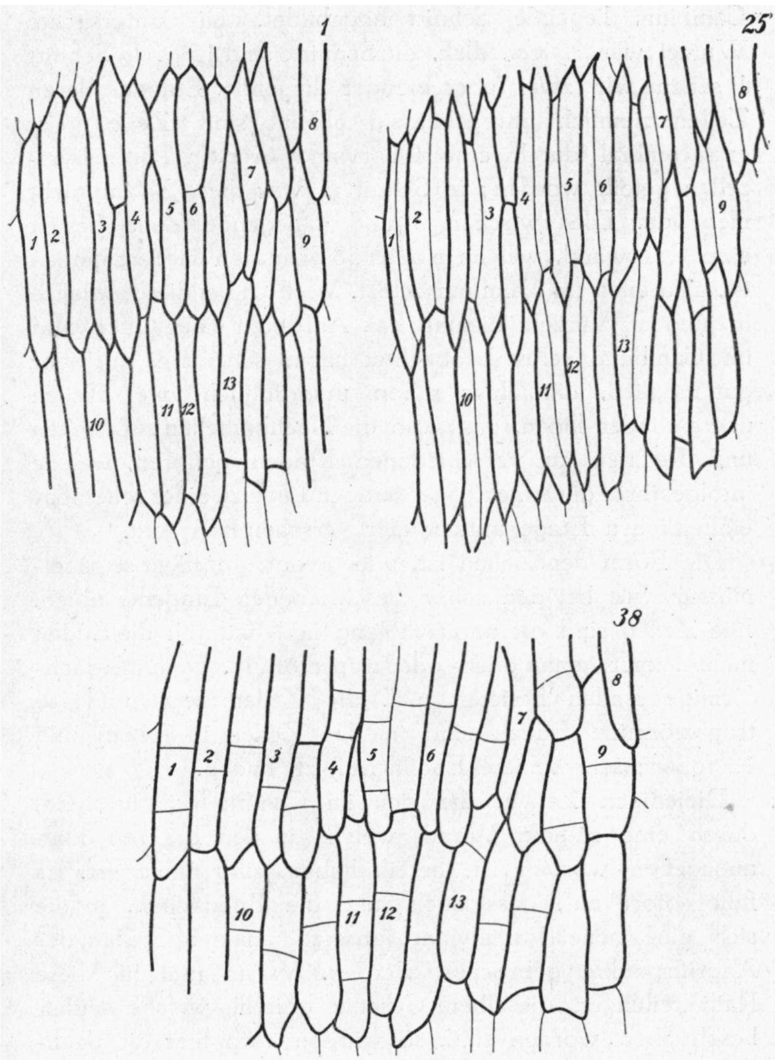


Fig. 28. *Cochlearia armoracia*. Tangentialschnittserie durch das Cambium und angrenzendes Gewebe einer 5 mm dicken Wurzel. Schnitt 1 durch das sekundäre Xylem, Schnitt 25 durch das Cambium, Schnitt 38 durch den sekundären Bast. Vergr. 150 ×.

Cambium liegende Schnitt abgebildet. Die untersuchte Wurzel war $^1/_2$ cm. dick, die Schnitte sind 15 μ. In Schnitt 1 sehen wir zwei übereinander liegende Etagen, deren Zellen ziemlich unregelmässig gebaut sind. Zelle 6 ist extracambial durch eine Querwand in zwei Parenchymzellen geteilt worden; in Schnitt 2 war diese Wand nicht mehr da. Die zwischen 3 und 4 liegende Zelle besitzt eine Querwand, welche in allen 38 Schnitten wiederzufinden ist, also auch im Cambium selbst. Weil ich bei dieser Pflanze in jungen Wurzeln niemals das Auftreten einer Querwand im Cambium selbst beobachtet habe, scheint es mir sehr gut möglich, dass hier schon ursprünglich zwei Zellen übereinander lagen, dass also die Nachbarzellen zur Linken und Rechten zu verschiedenen Etagen gehören, welche infolge ihrer günstigen gegenseitigen Lage zu einer scheinbar einheitlichen Etage miteinander verschmolzen sind.

Die Form der Zellen ist, wie gesagt, gar nicht so regelmässig wie bei den schon beschriebenen Etagencambien. Die Zellen sind oft ungleich lang und dadurch die Enden nicht immer genau dach- oder trapezförmig. Deutlich dachförmige Enden besitzen u. a. die Zellen 5, 6 und 10, trapezförmige Enden sind in den Zellen 11 (oben) und 13 (oben; sehr schiefe Endfläche!) zu finden.

Diejenigen Zellen, die sich im Cambium (Schnitt 25) durch eine radiale Wand, welche in den Figuren dünn angegeben worden ist, geteilt haben, sind numeriert. Es fällt sofort auf, dass auch hier die Endflächen, an die sich eine neue Radialwand ansetzt, an den Stellen der Angriffspunkte gebrochen werden. Wenn nun für diese Radialteilungen dieselben Gesetze gölten, welche früher beschrieben worden sind, so würden auch hier die dachförmigen Enden in trapezförmige und die trapezförmigen Enden in dachförmige übergehen müssen. In der Tat findet dies oft statt. Zelle 5 z. B. ist in Schnitt 25 durch eine radiale Wand in zwei nebeneinander liegende Zellen

geteilt, wodurch das obere, dachförmige Ende der Zelle 12 in ein trapezförmiges Ende umgewandelt worden ist. Dieselbe Zelle 12 zeigt uns aber, dass die erwähnten Teilungsgesetze hier nicht immer massgebend sind; denn nachdem das obere Ende trapezförmig geworden war, hat sich Zelle 12 selbst auch durch eine radiale Wand geteilt, welche sich jedoch nicht, wie man erwarten sollte, in der horizontalen Fläche des trapezförmigen Endes angesetzt hat, sondern in einem Punkt der rechten Seitenfläche dieses Zellendes. Dadurch bleibt also ein trapezförmiges Ende bestehen mit sehr ungleich grossen Flächen.

In Schnitt 1 besitzen die Zellen 2 und 13 am unteren Ende nur horizontale Endflächen. Anstatt der zu erwartenden Radialteilungen der jenseits dieser Fläche liegenden Zellen, wodurch diese horizontalen Endflächen in dachförmige Enden übergehen sollten, teilen sich aber die Zellen 2 und 13 selbst, wodurch aus jeder zwei Tochterzellen entstehen mit abnormen Unterenden, welche aus nur einer sehr schief gestellten Endfläche bestehen. Es ist weiter eine auffallende Tatsache, dass die Cambiumzellen sich bei der Radialteilung oft in zwei ungleich grosse Zellen zerteilen, wie z. B. in Zelle 3 der Fall ist. Die linke Tochterzelle ist viel kürzer und schmaler als die rechte. Infolge all dieser Unregelmässigkeiten finden wir zwischen den übereinander liegenden Etagen nicht so schöne regelmässige Zickzacklinien, wie wir diese im Cambium vieler *Papilionaceen* kennen gelernt haben. Auch sind die Spitzen der dachförmigen Zellenden sehr ungleich scharf, oft etwas abgerundet.

Wir haben also konstatiert, dass in Schnitt 25 sich 13 Zellen verdoppelt haben; wenn wir nun die darauf folgenden, also im Baste liegenden Schnitte durchsehen, müssen wir dieselben Änderungen, welche wir im Holze konstatiert haben, auch hier wiederfinden können, d. h. in umgekehrter Reihenfolge, weil die früheren Gestaltungen des Cambiums nicht nur im Xylem, sondern auch im Phloem fixiert worden

sind. Dies war in der Tat der Fall, und Schnitt 38 zeigt nahezu denselben Zustand wie Schnitt 1; nur Zelle 5 ist noch doppelt. Es ist selbstverständlich, dass die Elemente infolge der Dilatation viel breiter geworden sind. Die meisten Zellen sind durch Querwände in zwei oder drei Parenchymzellen geteilt. Merkwürdig ist das Verhalten der in Schnitt 1 zwischen 4 und 5 liegenden kurzen Zelle. Diese verschwindet allmählich und war in Schnitt 5 nur noch halb so gross und in Schnitt 6 überhaupt nicht mehr zu finden. Es ist also auf irgend eine Weise eine Initiale aus dem Cambium verschwunden. Wie zu erwarten war, gibt auch Schnitt 38 uns den Nachweis der früheren Wirksamkeit dieser damals im Cambium vorhandenen Initiale.

Eine zweite *Crucifere*, welche ich kurz besprechen will, ist der Rettich [1]), *Raphanus sativus*. Wenn man von einer 5 mm, dicken Hauptwurzel dieser Pflanze den Bast abstreift, kann man schon makroskopisch in den feinen Querlinien die Anwesenheit des Etagenbaus erkennen. Untersucht wurden Wurzeln von 5 und 9 mm. Durchmesser. Zwischen den sehr hohen durchlaufenden, meistens zwei Zellen breiten Markstrahlen liegen die $\pm$ 200 μ hohen Etagen, deren Zellen $\pm$ 20 μ breit sind. Der ganze Bau ist etwas regelmässiger als bei *Cochlearia*, die dachförmigen Zellenden sind sehr scharf, mit Winkeln, welche meistens kleiner sind als 45°. Trapezförmige Enden kommen vor; diese können durch Radialteilung der dazugehörenden Zellen auf die gewöhnliche Weise in dachförmige Enden übergehen wie die Figuren 27d und 27e zeigen. In d sehen wir 3 nebeneinander liegende Zellen einer Etage abgebildet. Die mittlere Cambiumzelle hat oben ein sehr deutliches trapezförmiges Ende. Dies war der Zustand bei tiefer Einstellung; bei hoher Einstellung ergab sich etwas anderes,

[1]) Material aus dem botanischen Garten in Groningen.

wie aus Fig. 27e hervorgeht. Dort sehen wir, dass sich die mittlere Zelle durch eine radiale Wand geteilt hat, wodurch das ursprünglich trapezförmige Ende in zwei dachförmige Enden umgewandelt worden ist. Gleichzeitig ist dadurch in einer unterliegenden Nachbarzelle das dachförmige Ende (* in Fig. 27d) in ein trapezförmiges übergegangen. Ebenso wie bei *Cochlearia*, finden auch im Cambium dieser Pflanze dann und wann unregelmässige Zellteilungen statt, wodurch abnorm gebaute Zellenden entstehen können.

Untersuchen wir nun das Cambium einer älteren, 4 cm. dicken Wurzel, so finden wir keine deutlichen Etagen mehr. Die Markstrahlen sind viel breiter geworden und in Teilstücke zerfallen. Die gestreckten Initialen sind kürzer als in der jungen Wurzel, ausserdem etwas breiter; die Zellenden sind unregelmässig und im Verhältnis zu der ganzen Länge der Zellen sehr gross.

Dass die Cambiumzellen hier kürzer sind als in der jungen Wurzel, ist auffallend und lässt sich am besten erklären durch das Auftreten horizontaler Querwände. Oft kann man an vereinzelten Stellen in älteren Cambien die Umrisse der ursprünglichen Zellen und die von ihnen gebildeten Etagen noch erkennen. Kern- und Zellteilungsfiguren im Cambium von *Raphanus*, welche auf das Auftreten solcher Querwände hinweisen, sind, wie schon früher erwähnt wurde, von Kleinmann (1923) beschrieben worden. Auch bei *Cochlearia* finden wir dieselbe Erscheinung wieder. Im Cambium einer 6 cm. dicken Wurzel waren keine Etagen mehr zu sehen, während ein Tangentialschnitt durch das innere Xylem desselben Wurzelsektors deutliche Etagen zeigte. Ob bei dieser Pflanze auch wirklich Querteilungen aufgetreten waren, habe ich nicht untersucht.

Es ist eine Tatsache, dass bei den meisten sehr dicken, parenchymatischen Wurzeln die Cambiumzellen sehr kurz und breit sind; über die Entstehung dieses kleinzelligen

Baus aus den ursprünglich langgestreckten Elementen ist aber fast nichts bekannt. Wenn Querwände auftreten, wie z. B. bei *Raphanus*, so bleiben die Tochterzellen übereinander liegen und diese Teilungen haben also nichts mit dem tangentialen Wachstum des Cambiums zu tun. Bei knollenförmigen Organen, wie z. B. den Radieschen, stehen diese Querteilungen höchstwahrscheinlich mit dem Längerwerden des Cambiums in Zusammenhang. Diese Längenzunahme findet ihre Ursache darin, dass der ursprünglich gerade Cambiummantel später den Xylemteil der Knolle bogenförmig umspannen muss. Dass diese Verlängerung sehr beträchtlich sein kann, zeigt uns Fig. 29 beim Radieschen.

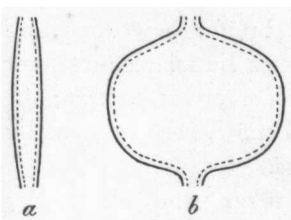


Fig. 29. *Raphanus sativus*, var. *radicula*. Schematischer Radialschnitt durch die Knolle, *a*. im sehr jungen Zustande, *b*. im erwachsenden Zustande. Die punktierte Linie stellt das Cambium dar.

Alle diese Tatsachen sind jedoch Einzelheiten, welche bei den gewöhnlichen Stengeln oder Wurzeln, deren primäres Längenwachstum schon beendigt ist, nicht in Betracht kommen und die, wie schon gesagt, mit der Erweiterung des Cambiumringes nicht in Zusammenhang stehen.

Schon sehr lang bekannt ist der Etagenbau der *Simarubacea Picraena excelsa* Lindley [1]), von welcher Pflanze das Cambium eines 2 cm. dicken Astes untersucht wurde. Weil hier die Markstrahlen in die selben Stockwerke eingereiht sind, treten die Etagen extra deutlich hervor. Die Markstrahlinitialen entstehen durch Querteilung der gestreckten Initialen in ± 10 übereinander liegende Zellen. Später kann ein solcher Markstrahl durch das Auftreten von Längsteilungen in den einzeln Zellen, 2- bis 3-schichtig werden. Die gestreckten Cambiumzellen sind sehr lang,

[1]) Material aus Buitenzorg. Vergl. S. 631.

bis 400 μ, während die Breite ± 25 μ beträgt. Die dachförmigen Enden sind oft ungleich lang, mit scharfen Winkeln. Trapezförmige Enden kommen vor, aber sie sind mit ihren bisweilen sehr schief gestellten Endflächen weniger auffallend.

Von den *Malvaceen* mit Etagenbau wurden *Althaea officinalis* [1]) und *Hibiscus tiliaceus* [2]) untersucht. Im Cambium einer 15 mm. dicken Wurzel der *Althaea* schlängeln sich die Bänder gestreckter Initialen zwischen den vielen sehr breiten und ungleich grossen Markstrahlen hindurch. Der Etagenbau ist daher nur mikroskopisch wahrnehmbar. Die Etagen selbst sind nicht sehr regelmässig. Die Höhe beträgt ± 200 μ; die Breite der einzelnen Zellen ± 20 μ. Die Radialteilungen zeigen oft Unregelmässigkeiten, sodass ausser den dach- und trapezförmigen Enden auch solche mit 4 und selbst 5 Endflächen vorkommen.

Viel deutlicher war der Etagenbau in einem 2 cm. dicken Aste von *Hibiscus tiliaceus*. Auch die kleineren Markstrahlen befinden sich in den ± 400 μ hohen Etagen. Die 20—30 μ breiten gestreckten Cambiumzellen sind sehr regelmässig gebaut mit ebenso regelmässigen dachförmigen Enden, deren Winkel ± 45° sind. Die trapezförmigen Enden sind typisch gebaut; nur stehen die sonst horizontalen Endflächen etwas schief. Oft waren an dicken Schnitten durch Änderung der Einstellung das Auftreten einer neuen Radialwand und die dabei stattfindenden Umwandlungen in den Zellenden wahrzunehmen. Auch wurde eine 12 mm. dicke Wurzel untersucht. Diese zeigte aber denselben Bau.

Auch in der Familie der *Gentianaceen* kann Etagenbau auftreten, wie eine 15 mm. dicke Wurzel der *Gentiana lutea* [1]) zeigte. In den ± 200 μ hohen Etagen sind die einzelnen, 25—35 μ breiten Zellen oft sehr ungleich lang.

---

1) Material aus dem botanischen Garten, zu Groningen.

2) Material aus Buitenzorg. Vergl: S. 631.

Dadurch sind die Zellenden weniger typisch und es kommen neben den dachförmigen und trapezförmigen Enden auch unregelmässige Enden vor. Fig. 27f zeigt einen Teil einer aus ungleich langen Zellen zusammengesetzten Etage. Die typisch trapezförmigen Enden sind mit Punkten bezeichnet. Oft war das Auftreten neuer Radialwände zu konstatieren (Einstellung!). Nicht immer setzt sich die neue Wand an denjenigen Punkten der Endflächen an, die dafür infolge der früher erwähnten Teilungsgesetze am meisten in Betracht kommen. Dadurch sind, ebenso wie auch bei *Cochlearia* der Fall war, die Tochterzellen oft sehr ungleich gross.

Schliesslich wurde von den *Compositen* eine 10 mm. dicke Wurzel der *Scorzonera hispanica* [1]) untersucht. Dass auch hier schöne Etagen vorkommen, zeigt uns Fig. 27g. Durch die sehr breiten und hohen Markstrahlen ist aber der Etagenbau nur mikroskopisch wahrnehmbar, weil die Bänder gestreckter Cambiumzellen verhältnismässig nur schmal sind. Die 30—40μ breiten Zellen sind ziemlich regelmässig gebaut, mit meistens nicht sehr spitzen Zellenden. Ausser den normalen dach- und trapezförmigen Enden können auch, vorzüglich in der Nähe der Markstrahlen, Unregelmässigkeiten vorkommen. Die Höhe der Etagen beträgt $\pm 150\mu$.

Wenn wir nun die im Anfang dieses Paragraphen unter 2 aufgestellten Punkte zusammenfassend besprechen, so kommen wir, was Punkt a, also die Zellform betrifft, zu dem Schluss, dass in sämtlichen Etagencambien die gestreckten Initialen aus rechteckigen Prismen bestehen mit oben und unten dachförmigen Enden, also aus 8 Flächen zusammengesetzt sind. Aber nicht immer ist diese Form so regelmässig wie im Wurzelcambium von *Herminiera*. So können die radialen Wände mehr oder weniger gewellt oder gebogen sein, wie es z. B. bei *Glycyrrhiza* (Fig. 27a)

[1]) Material aus dem botanischen Garten zu Groningen.

und *Cochlearia* (Fig. 28) der Fall ist. Stark variabel ist der Winkel, welchen die Endflächen der dachförmigen Enden miteinander bilden und der bei *Herminiera* immer nahezu 120° betrug. Bei allen untersuchten Pflanzen war dieser kleiner als 120°, und in einigen Fällen selbst weniger als 45°. Dadurch sind die Zellenden sehr scharf und bei gleicher Breite der Zellen viel länger als bei *Herminiera*. Oft sind diese Enden ungleich lang und die Endflächen gewellt, sodass die früher beschriebene Zickzacklinie sehr unregelmässig und nahezu unkenntlich werden kann. Infolgedessen können sogar die Etagen selbst undeutlich werden, was übrigens auch mit der Länge der Zellen in Zusammenhang steht. Denn, wenn die gestreckten Cambiumzellen kurz und breit sind mit sehr langen, ungleich grossen Zellenden, ist der Etagenbau viel weniger deutlich als wenn sie, bei gleicher Form der Zellenden, eine viel grössere Länge besitzen. Wichtig ist also in dieser Hinsicht die relative Länge der prismatischen Mittelstücke im Verhältnis zu der Länge der dachförmigen Enden. Vielleicht steht auch das Undeutlichwerden des Etagenbaus im älteren Cambium vieler fleischiger Wurzeln mit diesem Verhältnis im Zusammenhang. In älteren Wurzeln hat sich die Breite der gestreckten Initialen oft um das Dreifache vergrössert, während ein sehr grosser Teil der Zellen von den dachförmigen Enden gebildet wird. Ob auch eventuell auftretende Querteilungen noch etwas zu einer Verwischung der ursprünglichen Etagengrenzen beitragen können, wurde nicht näher untersucht.

Wir haben früher gesehen, dass sich die typische Struktur der Cambiumzellen in der Wurzel der *Herminiera* erklären lässt aus dem Einfluss des Minimalflächengesetzes unter Annahme einer bestimmten Eigenform der Zellen. Wir sahen, dass dadurch auch das häufige Vorkommen der Winkel von 120° ungezwungen erklärt wird; ausserdem sahen wir, dass das gleitende Wachstum dabei eine grosse

Rolle spielt. Wie muss man nun aber den in diesem Paragraphen beschriebenen viel kleineren Winkel erklären? Damit sind wir zum zweiten Punkt gelangt d.h. zu der Frage nach der Vermehrung der radialen Reihen.

Das Auftreten neuer Radialwände wurde in verschiedenen der untersuchten Cambien konstatiert und im Wurzelcambium der *Cochlearia* sogar auf Serienschnitte untersucht. Weiter weist das Vorkommen der vielen trapezförmige Enden in sämtlichen untersuchten Cambien darauf hin, dass die Radialteilung der Initialen genau so stattfindet, wie früher beschrieben worden ist. Ausserdem war der Uebergang von dachförmigen Enden in trapezförmige und umgekehrt durch Aenderung der Mikroskopeinstellung öfters zu beobachten, wobei immer an den Ansatzstellen der neuen Wände die typischen Wandbrechungen auftraten. Diese Wandbrechungen können wir uns ebenso wie bei *Herminiera* aus der Herrschaft des Prinzips der kleinsten Flächen entstanden denken. Aber dann dürfen die Winkel auch nicht kleiner als 120° werden. Dies ist aber wohl der Fall; die Winkel können selbst weniger als 45° messen. Offenbar findet ein beschränktes intracambiales Spitzenwachstum statt, wodurch die Zellenden viel schärfer werden. Es ist selbstverständlich, dass auch diese Wachstumserscheinungen nur mittels gleitenden Wachstums stattfinden können. Weil dieses Spitzenwachstum nicht vom Minimalflächengesetz beherrscht wird, können wir vielleicht am besten von „Eigenwachstum" sprechen. Eigenwachstum tritt aber nicht auf beim Uebergang von dachförmigen in trapezförmige Enden. Die dabei auftretende Wandbrechung, welche keine neue Zellspitze darstellt, bleibt oft nahezu 120°, sodass diese trapezförmigen Enden schief gebaut sind. Vergl. u.a. Fig. 27a, c. f. Durch das Auftreten des Eigenwachstums, durch das Vorhandensein von oft vielen und ungleich grossen Markstrahlen und die Anwesenheit der etwas schiefen trapezförmigen Enden wird der

ganze Etagenbau weniger regelmässig, sodass es kein Wunder ist, dass die neuen Radialwände nicht immer an denjenigen Punkten angreifen, die theoretisch dafür bestimmt scheinen. Doch auch dann treten in den Angriffspunkten immer die erwähnten Wandbrechungen auf, was zur Folge hat, dass abnorme Zellenden entstehen können.

Ueber Punkt c, also die Entstehungsweise der Etagen im Cambium, sagen uns die einzelnen Tangentialschnitte durch die untersuchten, meistens nicht sehr jungen Cambien, nicht viel. Nur von *Cochlearia* wurden sehr junge Würzelchen untersucht. In der Tat war bei den jüngsten kein Etagenbau vorhanden, während in den etwas weniger jungen Würzelchen nur 2 oder 3 Zellen breite Etagen vorhanden waren. Ich glaube, dass man bei sämtlichen untersuchten Pflanzen das Entstehen des Etagenbaus im Cambium erklären darf durch das wiederholte Auftreten radialer Teilungen in den Initialen eines ursprünglich ungeschichteten Cambiums.

Die Hauptresultate dieses Paragraphen sind also: Die für das Wurzelcambium der *Herminiera elaphroxylon* beschriebenen Tatsachen gelten der Hauptsache nach für sämtliche Etagencambien (dach- und trapezförmige Enden, Vermehrung der radialen Reihen durch das Auftreten radialer Teilungswände, Auftreten der Wandbrechungen, Entstehungsweise). Es kommt aber sehr oft noch ein formbildender Faktor hinzu, nämlich ein beschränktes Spitzenwachstum der Initialen, wodurch die Zellenden intracambial zugespitzt werden. Dadurch, und auch durch die sehr variierende Grösse, Zahl und Form der Markstrahlen können Unregelmässigkeiten im Etagenbau auftreten, die ihrerseits wieder Unregelmässigkeiten in den später auftretenden Radialteilungen veranlassen können. Infolge dieser Tatsachen können die im Tangentialschnitt sichtbaren Trennungslinien der übereinander liegenden Etagen, welche beim typischen Etagencambium regelmässige

Zickzacklinien bilden, sehr unregelmässig werden. Dies kann so weit gehen, dass, vorzüglich in sehr kurzzelligen Cambien, der ganze Etagenbau nicht mehr ohne weiteres wahrzunehmen ist.

KAPITEL IV.

DIE VERMEHRUNG DER RADIALEN REIHEN IM UNGESCHICHTETEN CAMBIUM.

1. Die Vermehrung der radialen Reihen im älteren Cambium.

Wie ich am Schluss des zweiten Kapitels bemerkt habe, hatte ich es mir zur Aufgabe gemacht, auch die Vermehrung der radialen Reihen in einem kurzzelligen ungeschichteten Cambium zu untersuchen. Selbstverständlich meine ich mit kurzzellig eine im Verhältniss zu der Breite relative Kürze der Zellen.

Es war nicht leicht, auch für diese Untersuchungen eine Pflanze zu finden, an der die Methode von Klinken einwandfrei angewendet werden konnte. Schliesslich fand ich im Wurzelholz einer *Alstonia* spec. [1]) ein sehr geeignetes Objekt. Dieses sehr leichte Holz war dem Wurzelholze der *Alstonia spatulata* Blume [1]) sehr ähnlich. Das Wurzelxylem dieser letzten Pflanze besteht fast ganz aus dünnwandigen Libriformfasern, welche aber durch ein nur sehr beschränktes extracambiales Längenwachstum gekennzeichnet sind. Demzufolge zeigt ein Radialschnitt sehr schön die übereinander gelagerten radialen Reihen. In Fig. 30a ist die obere Grenze einer solchen Reihe abgebildet. Die ungleich grossen Zellenden weisen darauf hin, dass extracambiales Längenwachstum stattgefunden hat. Solches Holz würde für unsere Untersuchungen nicht ohne weiteres brauchbar sein. Gerade in diesem Punkte weicht nun mein Versuchsobjekt von der

---

[1]) Material aus der Sammlung des botanischen Instituts zu Groningen.

Alstonia spatulata etwas ab. Dies zeigt uns die Fig. 30b, welche die obere Grenze einer Radialreihe der Versuchspflanze darstellt. Hier werden die Radialreihen von nahezu geraden Linien begrenzt. Mit H ist das obere Ende einer in Holzparenchymzellen zerteilten Holzparenchymfaser bezeichnet. Die Libriformfasern sind also ebenso lang wie die Parenchymfasern und sind offenbar ohne dass extracambiales Längenwachstum stattgefunden hat, zu Holzele-

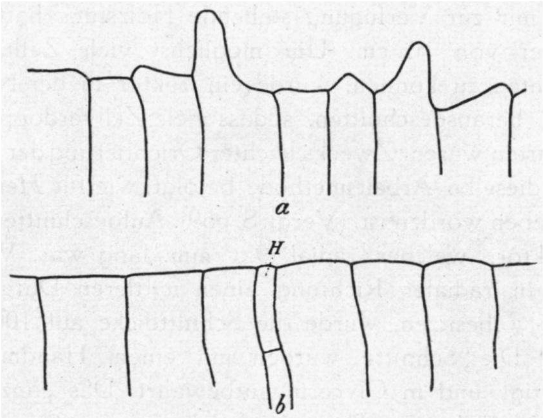


Fig. 30. *a. Alstonia spatulata*, Blume. Radialschnitt durch das Wurzelholz. Obere Grenze einer Radialreihe. Vergr. 130 ×. *b. Alstonia spec.* Radialschnitt durch das Wurzelholz. Obere Grenze einer Radialreihe. Vergr. 130 ×. *H.* Holzparenchymzelle.

menten geworden. Das Holzparenchym ist meistens in tangential gestellten, 1 bis 3 Zellen dicken Schichten vorhanden. Die Holzparenchymfasern sind meistens in 4 (auch wohl 3 oder 2) Parenchymzellen geteilt. Auch im Querschnitt liegen sämtliche Elemente in deutlichen radialen Reihen. Diese regelmässige Anordnung wird von den nicht zahlreichen, ziemlich engen Gefässen nur sehr wenig gestört. Das beschränkte extracambiale Weitenwachstum der Gefässe ist die einzige Aenderung, welche das tangentiale Cambiumbild

bei seinem Uebergang in das Holz erfährt. Jeder Tangentialschnitt durch das Holz gibt uns also ein einwandfreies, fixiertes Cambiumbild. In den aufeinander folgenden Tangentialschnitten können wir nun auf die früher beschriebene Weise die Aenderungen, welche im Cambium nacheinander stattgefunden haben, wiederfinden. Im Tangentialschnitt ist in der Anordnung der Elemente keine Regelmässigkeit zu erkennen, wie aus Fig. 31 und Mikrophoto 6, Tafel I deutlich hervorgeht. Auch die Zellform ist sehr unregelmässig.

Das mir zur Verfügung stehende Holzstück hatte einen Diameter von 10 cm. Um möglichst viele Zellteilungen beobachten zu können, wurde ein Sektor in der Nähe des Markes herausgeschnitten, sodass viele Zellverdoppelungen zu erwarten waren. Zwecks leichter Orientierung der Schnitte wurde dieselbe Arbeitsmethode befolgt, wie für *Herminiera* beschrieben worden ist. (Vergl. S. 669). Aufgeschnitten wurde ein Sektor, welcher radial 9,6 mm. lang war. Weil die Zellen in radialer Richtung einen mittleren Durchmesser von 85 μ besitzen, wurde die Schnittdicke auf 100 μ bestimmt. Die Schnitte wurden mit einem Handmikrotom angefertigt und in Glycerin aufbewahrt. Das ganze Stück ergab 96 Schnitte. Der erste Schnitt war 9 mm. vom Mittelpunkt des Markes entfernt, der letzte (96.) 18,6 mm. Gezeichnet wurde jeder Schnitt, in dem eine Aenderung im Vergleich zu dem vorhergehenden aufgetreten war. Die Vergrösserung war 90 fach. Nur einzelne dieser Zeichnungen sind in Figur 31 reproduziert. Weil die Zeichnungen dabei um die Hälfte verkleinert worden sind, ist die Vergrösserung in dieser Figur nur 45 fach.

Fangen wir an mit Schnitt 1, welcher eine ziemlich willkürliche Stelle des ganzen Tangentialschnittes darstellt, so sehen wir erstens 14 numerierte Libriformfasern, zweitens einige Markstrahlen. Die mittlere Höhe der Libriformfasern ist 400 μ, während die Breite $\pm$ 80 μ beträgt. Die Umrisse der in dieser Zeichnung vorhandenen Elemente sind mit

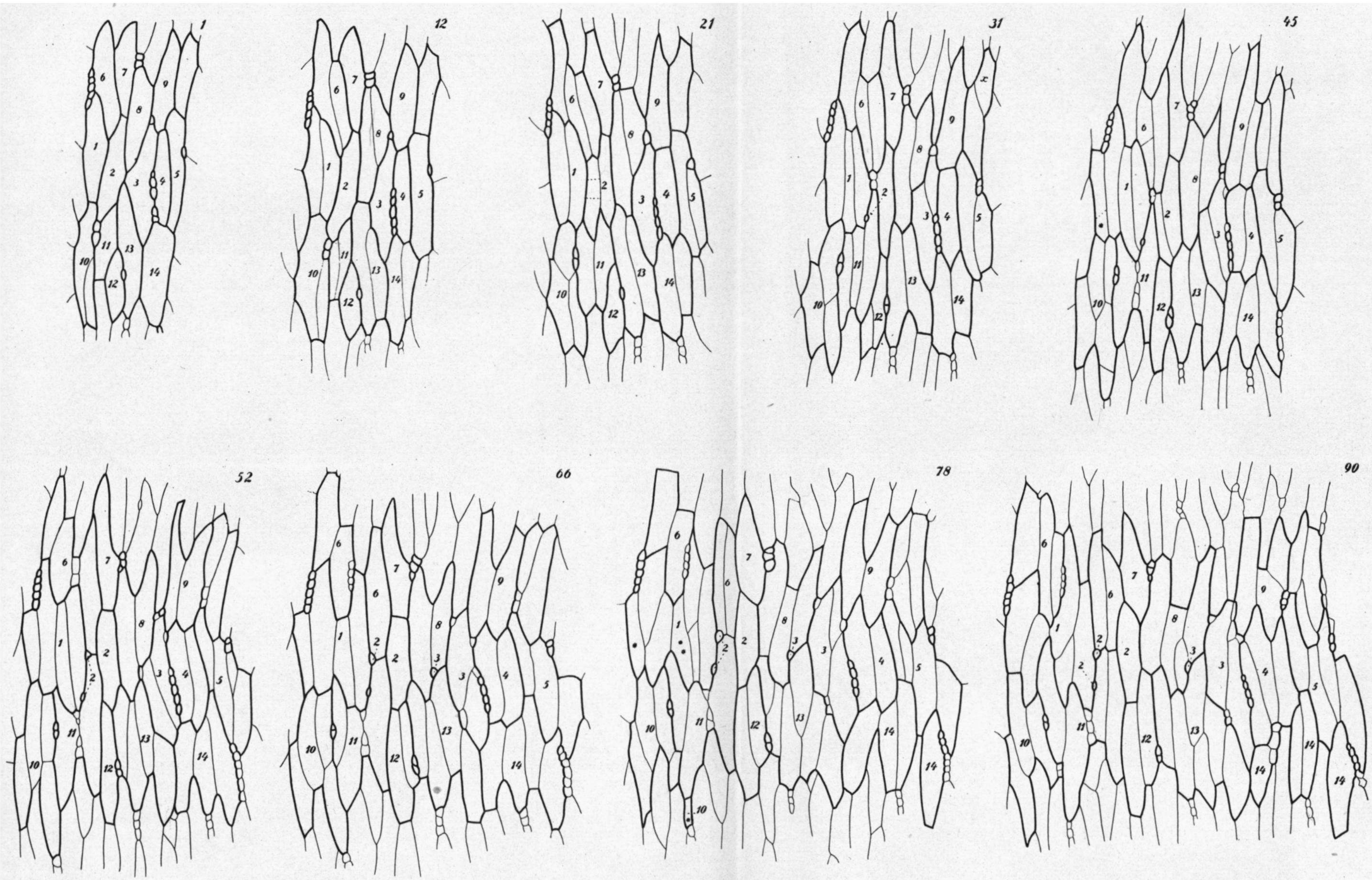


Fig. 31. *Alstonia spec.* Tangentialschnittserie durch das Wurzelholz. Schnitt 1 ist am meisten, Schnitt 90 am wenigsten vom Cambium entfernt. Vergr. 45 ×.

dicken Linien angegeben worden. Diese dicken Umrisse sind in alle folgenden Zeichnungen eingezeichnet, während sämtliche neu aufgetretenen Wände mit dünnen Linien angegeben sind. In Zelle 10 ist eine unregelmässige Längswand zu sehen, welche bei hoher Einstellung noch nicht da war. Von den Markstrahlen sind drei 1-zellig, zwei 2-zellig und zwei 5-zellig. Ich werde die Markstrahlen mit den Nummern der angrenzenden Libriformfasern bezeichnen, also sprechen von Markstrahl 3-4, 10-11, 3-8-9, u.s.w.

Wenn wir nun den zweiten gezeichneten Schnitt, d. h. den 12. mit dem ersten vergleichen, so fällt es sogleich auf, dass verschiedene Zellen sich durch nahezu radial gestellte Wände in zwei nebeneinander liegende Zellen geteilt haben. Das ist eine Tatsache, die wir bei einem ungeschichteten Cambium nicht erwartet hätten, denn die Vermehrung der radialen Reihen durch das Auftreten radialer Teilungswände haben wir gerade als die Ursache der Entstehung des Etagenbaus kennen gelernt. Nun muss sofort hinzugefügt werden, dass die Radialteilungen hier nur selten eine genaue Zweiteilung der Zellen zur Folge haben. So haben sich z. B. die Zellen 6 und 8 in sehr ungleich grosse Tochterzellen geteilt. Eine zweite Tatsache, welche das Zustandekommen von Etagen verhindert, ist ein ziemlich starkes, intracambiales Längenwachstum, wodurch sich die Form der Zellen und im besondern der Zellenden stetig ändert. So können wir in Schnitt 1 konstatieren, dass die Zellen 2 und 3 einander berühren; dies ist in Schnitt 12 nun nicht mehr der Fall. Die Zellen 8 und 13 sind einander entgegen gewachsen und haben sich nun aneinander abgeplattet. Dadurch sind die Zellen 2 und 3 voneinander getrennt worden. Dass bei solchen Zellumlagerungen das gleitende Wachstum eine hervorragende Rolle spielen muss, braucht nicht mehr auseinandergesetzt zu werden.

Geteilt haben sich also die Zellen 1, 6, 8, 11, 13 und 14.

Deutlich ist auch bei diesen Teilungen das Auftreten von Wandbrechungen wahrzunehmen. Dadurch können vereinzelt regelmässige, dachförmige Zellenden entstehen, wie z. B. in Zelle 10 oben und in Zelle 4 unten.

Schnitt 21 zeigt uns wieder einige Zellverdoppelungen; also sind in den Zellen 2, 5 und 6 Radialteilungen aufgetreten. In Zelle 2 können wir ausserdem die Entstehung schöner dachförmiger Enden beobachten. Verfolgen wir diese zwei Tochterzellen, so sehen wir, dass in Schnitt 31 die rechte Zelle sehr stark in die Länge gewachsen ist und sich dabei so weit zwischen die Zellgruppen 11 und 13 eingeschoben hat, dass sie mit Zelle 12, welche ihrerseits auch länger geworden ist, in Berührung kommt. Die linke Tochterzelle wird aber zu einem Markstrahl. In Schnitt 21 sind die zwei Querteilungen, welche in der nicht reproduzierten Schnittzeichnung 27 zum ersten Male auftraten, mit punktierten Linien angegeben. Ziemlich verwickelt ist das Schicksal dieser drei übereinander liegenden Tochterzellen. Alle drei werden zu kleinen abgerundeten Markstrahlzellen, aber durch das starke Längenwachstum einer unterliegenden Zelle aus der Gruppe 11 wird die untere dieser Markstrahlzellen von den zwei oberen getrennt, wie in Schnitt 31 zu sehen ist. Die zwei übrigen Zellen bilden nun einen zweizelligen Markstrahl. Auch in Schnitt 45 ist dieser Markstrahl noch wiederzufinden; in Schnitt 52 aber ist die untere Zelle dieses Markstrahles verschwunden, sodass aus den 3 übereinander liegenden Zellen in Schnitt 21, schliesslich zwei 1-zellige Markstrahlen entstanden sind. Diese sind auch in dem 90. und dem letzten (96., nicht abgebildeten) Schnitt noch wiederzufinden.

Kehren wir zu Schnitt 21 zurück und vergleichen wir die Zellgruppe 6 mit der selben Gruppe in Schnitt 12, so stellt sich heraus, dass die linke Zelle in Schnitt 12 durch eine radiale Wand, welche jedoch schief zur Längsachse

der Zelle steht, in zwei auf sehr verschiedener Höhe liegende Tochterzellen geteilt ist. In diesem Schnitt (21) ist auch eine Querteilung aufgetreten, näml. in Zellgruppe 10. Durch eine schiefe Querwand ist die linke der schon in Schnitt 12 vorhandenen Zellen in zwei übereinander liegende Zellen geteilt. Auch in den Angriffspunkten dieser Querwand sind die bekannten Wandbrechungen aufgetreten. Die obere der zwei Tochterzellen fängt nun schnell an, in die Länge zu wachsen, sodass sie in Schnitt 31 teilweise neben die untere Zelle zu liegen kommt. Schliesslich muss noch das Schwinden der oberen Zelle des Markstrahles 3—4 erwähnt werden.

Weil es nicht erwünscht ist jede Änderung ausführlich zu besprechen, lasse ich eine kurze Zusammenfassung sämtlicher Zellumwandlungen folgen. Ich werde dabei jede Zellgruppe einzeln behandeln und nur diejenigen Schnitte besprechen, in denen die betreffende Zellgruppe eine Aenderung erfahren hat.

Zellgruppe 1. Schnitt 31: Die rechte Zelle ist durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 45: Die linke Zelle ist durch eine Radialwand geteilt; in der linken der beiden Tochterzellen tritt in Schnitt 46 eine Querwand auf; die mit einem Sternchen markierte untere Tochterzelle verschwindet aber in den folgenden Schnitten. Schnitt 78: Die rechte Zelle ist durch eine Radialwand geteilt; die linke der entstandenen Tochterzellen hat sich ausserdem durch eine Querwand geteilt. Die mit einem Sternchen versehenen Zellen verschwinden im folgenden Schnitt und sind in Schnitt 90 nicht mehr wiederzufinden. Die zwischen diesen Zellen liegende Zelle ist durch eine schiefe Querwand geteilt. Schnitt 90: Durch das Einanderentgegenwachsen von Zellen aus Gruppe 6 und 11 ist Zellgruppe 1 nahezu in zwei Gruppen getrennt worden.

Zellgruppe 2. Schnitt 31: Die Aenderungen in diesem Schnitt sind oben besprochen worden. Schnitt 45: Es ist eine radiale Wand aufgetreten. Schnitt 52: Die linke Zelle ist verschwunden; die Zellen 11 und 6 sind ausgewachsen und stossen auf einander, wodurch der zu Zellgruppe 2 gehörende 2-zellige Markstrahl von Zelle 2 getrennt ist. Ausserdem ist eine der 2 Zellen dieses Markstrahles verschwunden.

Zellgruppe 3. Schnitt 31: Durch eine sehr schiefe Querwand ist Zelle 3 in zwei ungleich grosse Zellen geteilt; die obere der beiden Tochterzellen

teilt sich im nicht gezeichneten Schnitt 32 in drei übereinander liegende Markstrahlzellen. Diese runden sich ab und werden durch das starke Wachstum der unteren Zelle voneinander getrennt, wie in Schnitt 45 zu sehen ist. Schnitt 45: Die untere der drei Markstrahlzellen bildet mit dem 4-zelligen Markstrahl 3-4 einen 5-zelligen Markstrahl; die obere bildet auf dieselbe Weise mit Markstrahl 8-9 einen 2-zelligen Markstrahl; die mittlere bleibt als 1-zelliger Markstrahl bestehen. Ausserdem hat sich in diesem Schnitt die untere Zelle 3 durch eine radiale Wand geteilt. Schnitt 52: Durch eine schiefe Querwand hat sich die linke Zelle im nicht gezeichneten Schnitt 48 in zwei ungleich grosse Zellen geteilt; die obere dieser Tochterzellen finden wir nun hier als 1-zelligen Markstrahl zurück. Schnitt 66: Durch das Längenwachstum von Zellen aus den Gruppen 8 und 13, ist der letzterwähnte Markstrahl von den übrigen Zellen der Gruppe 3 getrennt worden. Die linke der in Schnitt 52 vorhandenen Zellen ist stark reduziert und bildet einen 1-zelligen Markstrahl, der in Schnitt 78 2-zellig wird. Die rechte Zelle hat sich (in Schnitt 66) durch eine schiefe Querwand geteilt. Schnitt 78: Die obere der zwei grossen Zellen ist durch eine Radialwand geteilt. Durch das Verschwinden der oberen, zu Zellgruppe 3 gehörenden Zelle ist der Markstrahl 3-4 aufs neue 4-zellig geworden. Schnitt 90: Die rechte obere Zelle hat sich in zwei Markstrahlzellen umgewandelt.

Zellgruppe 4. Schnitt 45: Zelle 4 hat sich durch eine radiale Wand geteilt (schöne dachförmige Enden!). Schnitt 90: Die linke Zelle ist radial geteilt.

Zellgruppe 5. Schnitt 52: Die linke Zelle ist durch eine etwas schiefe Radialwand geteilt, die rechte Zelle durch eine schiefe Querwand. Schnitt 66: Die kleinere rechte Zelle ist verschwunden. Schnitt 78: Die linke Zelle ist durch eine Radialwand in zwei Tochterzellen geteilt. Schnitt 90: Die rechte der soeben erwähnten Tochterzellen ist verschwunden; die mittlere, grosse Zelle hat sich radial geteilt.

Zellgruppe 6. Schnitt 45: Die mittlere Zelle hat sich durch eine Querwand geteilt. Schnitt 52: Die untere der in Schnitt 45 entstandenen übereinander liegenden Tochterzellen ist verschwunden; die obere hat sich durch eine Querwand in zwei Markstrahlzellen geteilt. Die linke Zelle der Zellgruppe ist durch eine sehr schiefe Querwand in zwei schief übereinander liegende Zellen geteilt. Schnitt 66: Der in Schnitt 45 entstandene 2-zellige Markstrahl ist durch das Auftreten neuer Querwände 4-zellig geworden. Durch das starke Wachstum einer Zelle aus Gruppe 1 ist die rechte Zelle der Gruppe 6 von den übrigen Zellen getrennt worden. Schnitt 90: In der linken Zellgruppe 6 hat sich die rechte Zelle durch eine Radialwand geteilt.

Zellgruppe 7. Die Zelle 7 bleibt in allen Schnitten ungeteilt.

Zellgruppe 8. Schnitt 78: Die linke Zelle ist durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 90: In der mittleren Zelle ist eine unregelmässige Teilungswand aufgetreten, die das untere Zellende mit der Mitte der rechten Längswand verbindet, sodass sozusagen eine Tochterzelle herausgeschnitten ist.

Zellgruppe 9. Schnitt 45: Zelle 9 hat sich radial geteilt. Schnitt 90: Die rechte Zelle ist durch eine Querwand geteilt.

Zellgruppe 10. Schnitt 45: Die rechte obere Zelle ist durch eine radiale Wand geteilt. Auch die rechte untere Zelle hat sich durch eine Querwand geteilt. Diese Teilung ist wahrscheinlich extracambial, weil diese Zelle in Schnitt 47 schon wieder ungeteilt zu finden ist. Schnitt 78: Die rechte untere Zelle ist durch eine Querwand in zwei Tochterzellen geteilt. Durch das starke Längenwachstums der Nachbarzellen haben sich die zwei Tochterzellen voneinander getrennt. Die untere mit einem Sternchen markierte Zelle ist in Schnitt 90 verschwunden; in diesem selben Schnitt hat sich die obere Tochterzelle in einen 2-zelligen Markstrahl verwandelt.

Zellgruppe 11. Schnitt 31: Die linke Zelle hat sich radial geteilt. Schnitt 45: Die mittlere Zelle hat sich durch zwei Querwände in drei Markstrahlzellen geteilt, von denen die obere von den zwei unteren getrennt worden ist. Schnitt 52: Die obere Zelle ist in zwei Tochterzellen geteilt; im folgenden Schnitt war diese Zelle aber ungeteilt wiederzufinden; die Teilung war also nicht in der Initiale selbst aufgetreten. Schnitt 66: Die linke Zelle hat sich durch eine etwas unregelmässige radiale Wand geteilt. Schnitt 90: Die drei in der Mitte dieser Zellgruppe liegenden Markstrahlzellen sind zu einem 3-zelligen Markstrahl vereinigt. Die rechte Zelle hat sich durch eine radiale Wand geteilt.

Zellgruppe 12. Schnitt 31: Zelle 12 ist durch eine Radialwand in zwei ungleich grosse Tochterzellen geteilt. Schnitt 45: Zelle 12 ist ungeteilt wiederzufinden. Wahrscheinlich war also die in Schnitt 31 sichtbare Radialwand nicht in der Initiale selbst, sondern in einer Tochterzelle aufgetreten. Schnitt 66: Zelle 12 hat sich radial geteilt.

Zellgruppe 13. Schnitt 45: Die rechte Zelle ist durch eine sehr schiefe Querwand geteilt. Schnitt 52: Die linke Zelle hat sich radial geteilt. Schnitt 78: Die linke Zelle hat sich durch eine schiefe Querwand geteilt. Auch die rechte obere Zelle ist durch eine solche Wand in zwei Tochterzellen geteilt. Die untere dieser zwei Tochterzellen hat sich in Schnitt 90 durch eine schiefe Radialwand in zwei nebeneinander liegende Zellen geteilt. In diesem Schnitt war die schiefe Querteilung, welche in Schnitt 78 für die linke Zelle beschrieben worden ist, spurlos verschwunden; wir hätten es also mit einer nicht in der Initiale selbst aufgetretenen Teilung zu tun.

Zellgruppe 14. Schnitt 45: Die linke Zelle hat sich radial geteilt. Schnitt 66: Die rechte Zelle ist durch eine sehr schiefe Querwand geteilt. Schnitt 78: Die rechte Zelle ist infolge des Längenwachstums einer Zelle

aus Gruppe 5 von den übrigen Zellen getrennt. Nahezu dasselbe ist der Fall mit der linken Zelle. Schnitt 90: Auch die linke Zelle ist ganz von den übrigen Zellen dieser Gruppe getrennt. Ausserdem ist sie durch eine schiefe Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt worden, von denen die obere sich durch Querteilung in einen 3-zelligen Markstrahl verwandelt hat.

Wenn wir nach dieser Aufzählung sämtlicher zwischen Schnitt 1 und 90 stattgefundener Zellumlagerungen die Zahl der aufgetretenen Quer- und Radialteilungen bestimmen, und dabei nur diejenigen Querteilungen berücksichtigen, die nicht direkt zur Markstrahlbildung geführt haben, so stellt sich heraus, dass 11 Quer- und 32 Radialteilungen stattgefunden haben. Ausserdem traten 14 Querwände auf, die mit der Markstrahlbildung in Zusammenhang standen. Von den 11 Querwänden waren 4 nur in wenigen aufeinander folgenden Schnitten wiederzufinden. Die übrigen 7 waren bei ihrem Entstehen schon sehr schief, sodass eine solche Wand in Bezug auf die Wurzelachse oft nahezu radial gestellt war; durch die schiefe Lage der betreffenden Zelle wurde diese dann in zwei schief übereinander liegende Tochterzellen geteilt. Vergl. z. B. in den Schnitten 31—45 die Querteilung in Zellgruppe 13. Deutliche Querteilungen zeigen z. B. Schnitt 21 in Zellgruppe 10 und Schnitt 90 in Zellgruppe 9. Auch die in Schnitt 78 in der breitesten Zelle der Gruppe 1 sichtbare schiefe Querteilung war bei ihrem Entstehen im nicht gezeichneten Schnitt 70 ziemlich horizontal. Durch das starke intracambiale Längenwachstum haben diese Querwände bald eine viel schiefere Stellung bekommen. Sowohl in der Gruppe 10 (Schnitt 21—31) als auch in der Gruppe 1 (Schnitt 78—90) wachsen die zwei übereinander liegenden Tochterzellen mit ihren Enden nebeneinander.

Der Hauptsache nach hat die Vermehrung der radialen Reihen durch das Auftreten radialer Teilungswände stattgefunden. Ungeachtet dieser Tatsache ist aber in Schnitt 90 noch ebenso wenig von Etagen zu sehen wie im ersten Schnitt

und, wenn nicht die dicken Umrisse da wären, würde man keinerlei Zusammenhang in den regellos durcheinander liegenden Zellen erkennen können. Die Ursache dieser Regellosigkeit liegt in dem schon erwähnten intracambialen Längenwachstum der Initialen, wodurch infolge des starken individuellen Wachstums der einzelnen Elemente erhebliche Zellumlagerungen stattfinden können. So können Zellen, welche ursprünglich ziemlich weit auseinander lagen, miteinander in Berührung kommen, und auch umgekehrt Tochterzellen voneinander getrennt werden. Wir haben z. B. gesehen, dass in Schnitt 90 die Zellgruppe 14 durch das Einwachsen über- und unterliegender Zellen in drei isolierte Zellgruppen geteilt worden ist. Dasselbe gilt für die zwei im selben Schnitt vorhandenen Zellgruppen 6. Ausserdem sehen wir, dass die rechte Zellgruppe 6 die Zellgruppe 11 berührt, was auch nahezu mit der linken Zellgruppe 6 der Fall ist. Vergleichen wir diese Lageverhältnisse mit denjenigen im ersten Schnitt, so stellt sich heraus, dass dort die Zellen 6 und 11 sehr weit auseinander liegen. Dasselbe sehen wir bei Zelle 2 und 12. Die Abkömmlinge dieser in Schnitt 1 durch die Zelle 11 voneinander getrennten Zellen stossen in Schnitt 31 aufeinander und sind in Schnitt 90 selbst teilweise nebeneinander geraten. Auch Zelle 12 und 8 sind im ersten Schnitt weit voneinander entfernt, im letzten Schnitt dagegen stossen diese Zellgruppen zum ersten Male aufeinander.

Das Auftreten der typischen Wandbrechungen wurde schon erwähnt. Bei jeder Teilung tritt in der Ansatzstelle der neuen Wand eine Wandbrechung auf. Diese bleibt aber nur selten längere Zeit erhalten; meistens tritt in den betreffenden Zellenden sofort ein erhebliches Spitzenwachstum auf, sodass diese sich mittels gleitenden Wachstums zwischen einander schieben. Infolge dieser Wachstumserscheinungen würden die Zellen fortwährend länger werden müssen. In der Tat ist auch in vielen Zellen eine Längenzunahme

wahrzunehmen, wie z. B. in Zelle 12. Diese ist in Schnitt 1 nur sehr kurz, während sie in Schnitt 52 zu den grössten gehört. Die konstante mittlere Länge der Zellen weist aber schon darauf hin, dass dieses Wachstum nicht unbegrenzt ist. Dadurch, dass die auftretenden Radialteilungen oft etwas schief zur Längsachse der Zellen gestellt sind, sind die Tochterzellen bei ihrem Entstehen etwas kürzer als die Mutterzelle. Während also die Zellgruppe im ganzen fortwährend grössere Länge erreicht, bleibt die mittlere Länge der einzelnen Zellen nahezu konstant. Vergleiche z. B. die Länge der Zellen 1, 3, 5, 11 mit der Höhe der damit übereinstimmenden Zellgruppen in Schnitt 90. Dass auch die dann und wann auftretenden Querteilungen dazu beitragen können, kürzere Zellen zu erzeugen, braucht nicht mehr auseinandergesetzt zu werden.

Schliesslich noch einiges über die Markstrahlen. Die in Schnitt 1 vorhandenen Markstrahlen sind in Schnitt 90 wiederzufinden, ausgenommen Markstrahl 3—9. Der ursprünglich 1-zellige Markstrahl 12—13 ist durch das Auftreten einer Querwand 2-zellig geworden. Ausserdem sind viele neue Markstrahlen hinzugekommen, welche durch das Auftreten von Querteilungen in den gestreckten Initialen entstanden sind. Durch das starke intracambiale Wachstum der übrigen Initialen sind viele dieser Markstrahlen von ihren ursprünglichen Mutterzellen getrennt worden, wie z. B. in Schnitt 90 die kleinen zu 2 und 3 gehörenden 1-zelligen Markstrahlen. Im übrigen vergleiche man die auf S. 749 gegebene Darstellung sämtlicher Zellumwandlungen.

2. Die Vermehrung der radialen Reihen sofort nach dem Entstehen des Cambiums.

Im vorhergehenden Paragraphen haben wir gesehen, dass in einiger Entfernung des Markes das Wurzelcambium der untersuchten *Alstonia* aus sehr unregelmässigen, faser-

förmigen Zellen besteht, welche sich meistens durch Radialteilung vermehren. Hat nun das Cambium schon bei seinem Entstehen diesen sehr unregelmässigen Bau, oder ist dieser erst allmählich infolge der Radialteilungen und des dabei stattfindenden intracambialen Längenwachstums entstanden? Um diese Frage beantworten zu können, wurde vom selben Objekt ein Holzsektor nebst einem Teil des sehr kleinen Markes in Tangentialschnitte zerlegt. Der starken Krümmung wegen wurde nur ein schmaler Teil jedes Schnittes genau tangential getroffen. Nur in diesem Teil liessen sich also die Radialreihen in den aufeinander folgenden Schnitten einwandfrei verfolgen.

In einem dieser Schnitte wurde eine ziemlich willkürliche Stelle ins Auge gefasst, und die Radialreihen dieser Stelle auch in den übrigen Schnitten aufgesucht. Der innerste Schnitt in der Nähe des Markes, in dem die Radialreihen noch wiederzufinden waren, wurde Schnitt 1 genannt. Der letzte, 30. Schnitt war also am meisten vom Marke entfernt. Die Dicke der Schnitte betrug 75 μ, so dass eine Strecke von 2,25 mm. aufgeschnitten wurde. Ebenso wie bei den vorhergehenden Untersuchungen wurden viel mehr Schnitte gezeichnet als reproduziert worden sind. Die Vergrösserung der in Fig. 32 und 33 reproduzierten Schnitte beträgt 70 ×.

Wenn wir den letzt gezeichneten Schnitt, d. h. den 29. (Fig. 33) ansehen, so zeigt uns dieser Schnitt ein ähnliches Bild, wie die früheren, welche im vorhergehenden Paragraphen beschrieben worden sind. Auch die mittlere Länge der Zellen ($\pm$ 400 μ) ist damit in Uebereinstimmung. Nur die Breite ist ein wenig geringer d. h. 65 μ statt 80 μ. Vergleichen wir diesen letzten Schnitt mit dem ersten (Fig. 32), so zeigen sich aber erhebliche Unterschiede. Die Zellen dieses ersten Schnittes sind viel schmaler und auch regelmässiger gebaut. Man kann hier viel besser Mittelstück und Zellenden unterscheiden. Die Form ähnelt

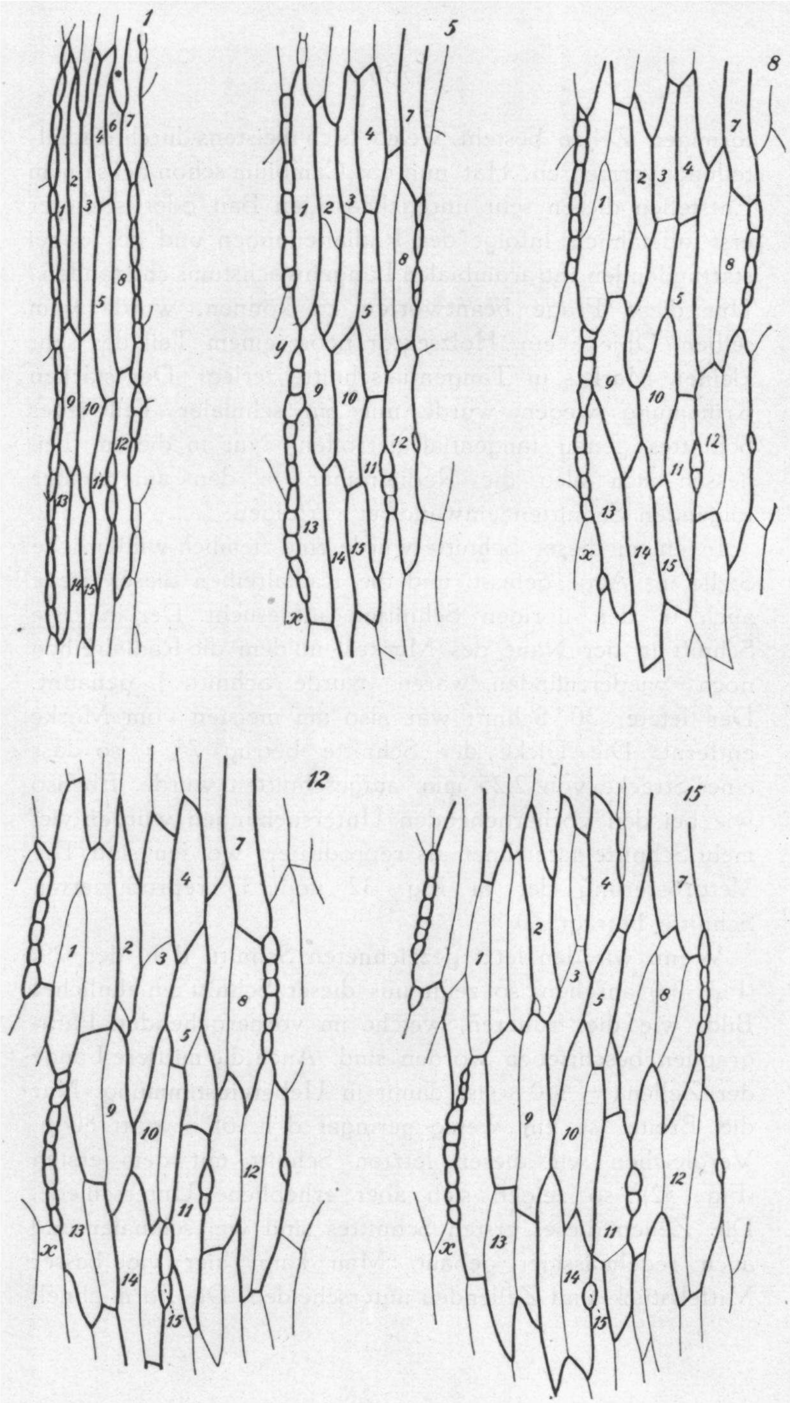


Fig 32. *Alstonia spec.* Tangentialschnittserie durch das erstgebildete Wurzelholz. Schnitt 1—15. Vergr. 70 ×.

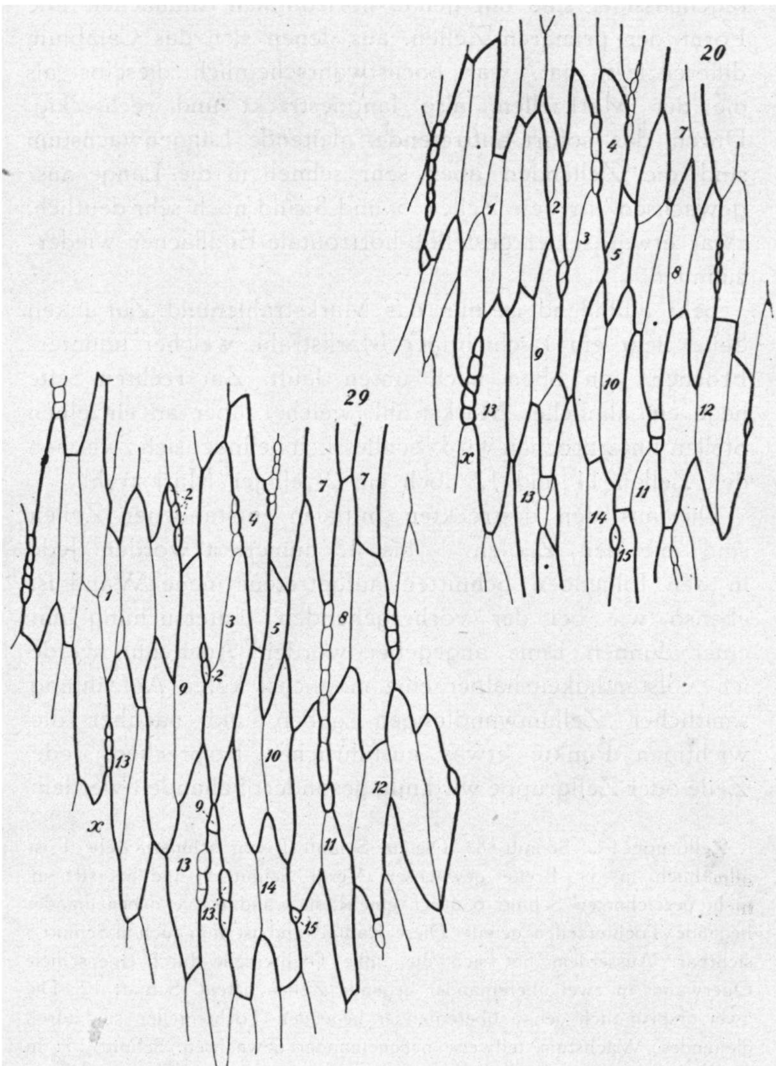


Fig. 33. ***Alstonia spec.*** **Tangentialschnittserie durch das erstgebildete Wurzelholz. Schnitt 21—29. Vergr. 70 ×.**

einigermassen derjenigen der Markzellen, welche noch regelmässiger sind mit genau horizontalen Endflächen. Die Form der primären Zellen, aus denen sich das Cambium differenziert hat, war höchstwahrscheinlich dieselbe als die der Markzellen, also langgestreckt und rechteckig. Durch das sofort auftretende, gleitende Längenwachstum sind die Zellenden aber sehr schnell in die Länge ausgewachsen. In den Zellen 5 und 8 sind noch sehr deutlich, zwar etwas schief gestellte, horizontale Endflächen wiederzufinden.

Sehr auffallend ist nun das Markstrahlenbild. Zur linken Seite liegt ein 1-schichtiger Markstrahl, welcher ununterbrochen von oben nach unten läuft. Zur rechten Seite liegt ein ähnlicher Markstrahl, welcher aber an einzelnen Stellen unterbrochen wird. Schliesslich befindet sich zwischen den Zellen 11 und 12 noch ein 2-zelliger Markstrahl.

Die aus den gestreckten Initialen entstandenen Zellen sind mit den Zahlen 1 bis 15 numeriert worden. Jede in den folgenden Schnitten aufgetretene neue Wand ist ebenso wie bei der vorhergehenden Untersuchung mit einer dünnen Linie angegeben worden. Auch nun werde ich volständigkeitshalber eine möglichst kurze Aufzählung sämtlicher Zellumwandlungen geben und nachher die wichtigen Punkte etwas ausführlicher besprechen. Jede Zelle oder Zellgruppe wird nun gesondert behandelt werden.

Zellgruppe 1. Schnitt 8: Die in Schnitt 1 sehr schmale Zelle 1 ist allmählich in die Breite gewachsen (Vergl. Schnitt 5) und hat sich im nicht gezeichneten Schnitt 6 durch eine Radialwand in zwei nebeneinander liegende Tochterzellen geteilt. Diese Radialwand ist nun auch in Schnitt 8 sichtbar. Ausserdem hat sich die linke Tochterzelle durch eine schiefe Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt. Schnitt 12: Die zwei ursprünglich genau übereinander liegenden Tochterzellen sind durch gleitendes Wachstum teilweise nebeneinander gewachsen. Schnitt 15: In jeder Zelle ist eine Radialteilung aufgetreten; die Teilungswand in der mittleren Zelle war etwas schief gestellt, so dass die zwei Tochterzellen nun etwas schief übereinander liegen. Schnitt 20: Die zwei letzterwähnten

Tochterzellen sind teilweise nebeneinander geglitten. Schnitt 29: Eine der Zellen (in Schnitt 20 mit einem Punkte versehen) ist durch eine Radialwand geteilt. Die Zelle, in der in Schnitt 20 die Ziffer stand, hat sich durch eine schiefe Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt. Die untere ist aber bis auf eine kleine markstrahlähnliche Zelle reduziert.

Zellgruppe 2. Schnitt 5: Zelle 2 ist durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt. Schnitt 12: Die untere dieser zwei Zellen ist stark reduziert. Schnitt 15: Die untere Zelle ist als 1-zelliger Markstrahl noch wiederzufinden. Schnitt 20: Der 1-zellige Markstrahl ist 2-zellig geworden. Die obere Zelle 2 hat sich durch eine schiefe Querwand in zwei Tochterzellen geteilt. Schnitt 29: Die untere der letzt erwähnten Tochterzellen war plötzlich in Schnitt 23 verschwunden. Die obere hat sich in 3 übereinander liegende Markstrahlzellen geteilt.

Zellgruppe 3. Schnitt 5: Zelle 3 ist durch eine nur wenig schiefe Querwand in zwei übereinander liegende Zellen geteilt. Schnitt 15: Die obere der beiden Tochterzellen hat sich durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 20: Die rechte der letzterwähnten Tochterzellen hat sich infolge des Auftretens von Querteilungen in einen 4-zelligen Markstrahl umgewandelt. Schnitt 29: Die obere der vier Markstrahlzellen ist verschwunden.

Zellgruppe 4. Zelle 4 bleibt in allen Schnitten ungeteilt; wohl ist sie erheblich länger geworden.

Zellgruppe 5. Schnitt 12: Zelle 5 hat sich durch eine schiefe Querwand in zwei Tochterzellen geteilt. Schnitt 20: Die untere der Tochterzellen ist verschwunden.

Zellgruppe 6. Zelle 6 ist nur in den 4 ersten Schnitten vorhanden; in Schnitt 5 war sie schon verschwunden durch das Einander-Entgegenwachsen der mit einem Sternchen versehenen Zelle und Zelle 8. Im nicht reproduzierten zweiten Schnitt war ein Uebergangsstadium wahrzunehmen.

Zellgruppe 7. Schnitt 15: Zelle 7 ist durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 29: Durch das Hineinwachsen einer Zelle aus Gruppe 8 sind die zwei Tochterzellen voneinander getrennt.

Zellgruppe 8. Schnitt 5: Zelle 8 hat sich durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 15: Beide Tochterzellen sind durch sehr schiefe Querwände geteilt. Schnitt 20: Die linke Zelle ist durch eine nur wenig schiefe Querwand in zwei übereinander liegende Tochterzellen geteilt. Schnitt 29: Die letzterwähnte Querwand war offenbar nicht in der Initiale selbst aufgetreten; in den folgenden Schnitten war sie nicht mehr wiederzufinden. Die in Schnitt 20 mit einem Punkt markierte Zelle ist infolge vieler Querteilungen in einen 7-zelligen Markstrahl umgewandelt. Zusammen mit dem 1-zelligen Markstrahl ·11-12 (in Schnitt 20 war dieser

Markstrahl noch 2-zellig) ist nun ein 8-zelliger Markstrahl entstanden.

Zellgruppe 9. Schnitt 12: Zelle 9 ist durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 20: Die rechte Zelle hat sich durch eine schiefe Querwand in zwei Tochterzellen geteilt. Schnitt 29: Die untere dieser Tochterzellen hat sich in einen 1-zelligen Markstrahl verwandelt, der infolge gleitenden Wachstums einzelner Zellen aus den Gruppen 13 und 3, von den übrigen Zellen der Gruppe 9 getrennt worden ist.

Zellgruppe 10. Schnitt 12: Zelle 10 hat sich durch eine Radialwand geteilt.

Zellgruppe 11. Schnitt 15: Zelle 11 ist durch eine Querwand in zwei übereinander liegende Tochterzellen geteilt. Schnitt 29: Die zwei Tochterzellen sind teilweise nebeneinander geglitten.

Zellgruppe 12. Schnitt 8: Zelle 12 hat sich radial geteilt. Schnitt 12: Die rechte Zelle ist durch eine Radialwand geteilt. Schnitt 29: Die linke Zelle ist durch eine sehr schiefe Querwand in zwei schief übereinander liegende Tochterzellen geteilt.

Zellgruppe 13. Schnitt 12: Zelle 13 hat sich radial geteilt. Schnitt 15: Die linke Zelle ist durch eine radiale Wand geteilt. Schnitt 20: Durch das starke Längenwachstum der linken Zelle der Gruppe 9 und einer unterliegenden Zelle, ist die linke Zelle der Gruppe 13 von den übrigen Zellen derselben Gruppe getrennt worden. Von den zwei übrigen Zellen hat sich die rechte durch eine radiale Wand in zwei nebeneinander liegende Tochterzellen geteilt. Die linke dieser zwei Zellen ist infolge des Auftretens einer Querwand, in einen 2-zelligen Markstrahl umgewandelt. Schnitt 29: Die linke Zellgruppe 13 hat sich durch eine sehr schiefe (radiale?) Wand geteilt. In der rechten Gruppe ist der 2-zellige Markstrahl durch Querteilung 3-zellig geworden. Die ursprünglich neben diesem Markstrahl liegende Schwesterzelle hat sich ebenso durch Querteilung in einen 2-zelligen Markstrahl umgewandelt. Durch das starke Längenwachstum der in Schnitt 20 mit einem Punkte bezeichneten Zelle sind die zwei Markstrahlen voneinander getrennt.

Zellgruppe 14. Schnitt 12: Zelle 14 hat sich radial geteilt.

Zellgruppe 15. Schnitt 12: Zelle 15 hat sich durch das Auftreten von zwei Querwänden in einen 3-zelligen Markstrahl umgewandelt. Schnitt 15: Nur die untere dieser Zellen ist erhalten geblieben.

Wenn wir nach dieser Aufzählung sämtlicher Teilungen, welche in den gestreckten Initialen stattgefunden haben müssen, die Zahl der Radial- und Querteilungen bestimmen, so finden wir 18 Radialteilungen und 11 Querteilungen. Von diesen 11 letzten Teilungen haben 6 zur Markstrahl-

bildung geführt. Nur in fünf Fällen blieben beide Tochterzellen gestreckte Initialen. Beim ersten Auftreten waren nur zwei Querwände wenig schief, wie in Schnitt 8, Zelle 3. Die zwei dort übereinander liegenden Tochterzellen sind in Schnitt 29 mit ihren Enden nebeneinander gewachsen. Es ist auffallend, dass in den drei abnormal langen Zellen 1, 2 und 3 des ersten Schnittes sehr bald Teilungen aufgetreten sind, die zur Bildung kürzerer Zellen geführt haben. Nachdem Zelle 1 sich durch eine Radialwand in zwei ungleich grosse Zellen geteilt hatte, ist in der längsten dieser Tochterzellen eine Querwand aufgetreten, wie aus Schnitt 8 hervorgeht. Ausserdem hat in den gleichlangen Zellen 2 und 3 schon früher (Vergl. Schnitt 5) Querteilung stattgefunden.

Nicht immer war es leicht, zu entscheiden, ob eine Teilung durch eine etwas schiefe Radialwand oder durch eine sehr schiefe Querwand zustande gekommen war. Wir haben aber konstatieren können, dass die Vermehrung der radialen Reihen auch hier im wesentlichen durch das Auftreten radialer Teilungswände zustande kommt. Ebenso wie im älteren Cambium sind diese Radialwände oft etwas schief gestellt (Vergl. z. B. die rechte Zelle der Gruppe 8 in den Schnitten 12—15), sodass die Tochterzellen etwas kürzer sind als die Mutterzelle, welche durch das intracambiale Längenwachstum fortwährend länger geworden war.

Dass Radialteilung auch zur Markstrahlbildung führen kann, zeigt uns die in der oberen Zelle der Zellgruppe 3, Schnitt 15, sichtbare Radialteilung. Die rechte der dort vorhandenen Tochterzellen hat sich in Schnitt 20 ganz in einen 4-zelligen Markstrahl umgewandelt.

Wenn wir die Grösse der Zellen im ersten Schnitt mit derjenigen der Zellen im letzten Schnitt vergleichen und dabei erstens die Breite berücksichtigen, so finden wir, dass diese in Schnitt 1 ungefähr 20 μ, in Schnitt 29 65 μ

beträgt. Wir haben schon früher gesehen, dass im älteren Cambium die Breite ± 80 μ war, sodass die Zellen ihre ursprüngliche Breite ungefähr viermal erreicht haben. Die Länge war im ersten Schnitt ± 300 μ und im letzten Schnitt 400 μ. Die mittlere Länge hat also ein wenig zugenommen.

Was das Uebrige betrifft, verweise ich auf den vorhergehenden Paragraphen. Die dort beschriebenen Tatsachen finden wir auch hier wieder, wie z. B. den Übergang gestreckter Initialen in Markstrahlinitialen, die infolge des gleitenden Wachstums auftretende Trennung von Zellen, welche ursprünglich zu derselben Gruppe gehören (z. B. Zellgruppe 13); das Aufeinanderstossen ursprünglich weit voneinander liegender Zellen (z. B. Zellgruppe 3 und 13); das Auftreten der typischen Wandbrechungen, u. s. w.

Nur über die in Schnitt 1 vorhandenen Markstrahlen muss noch etwas hinzugefügt werden. Wenn wir den linken Markstrahl in den aufeinander folgenden Schnitten verfolgen, so finden wir, dass benachbarte Zellen zwischen die Markstrahlzellen wachsen können, sodass der ursprünglich einheitliche Markstrahl in kleinere Markstrahlen zerfällt. So sehen wir, dass in Schnitt 5 schon zwei Markstrahlen entstanden sind u.a. infolge des Hineinwachsens der Zelle y. Dass es sich hierbei nicht bloss um eine Trennung der Zellen handelt, sondern dass auch viele Markstrahlzellen verschwinden, geht sehr deutlich aus den aufeinander folgenden Schnitten hervor. In Schnitt 1 waren 20 Markstrahlzellen vorhanden; in Schnitt 8 befinden sich ein 1-zelliger, ein 9-zelliger und ein 8-zelliger Markstrahl, also zusammen 18 Zellen. In Schnitt 15 sind im ganzen 16 Zellen wiederzufinden. Davon sind aber einige infolge von Querteilungen in den schon vorhandenen Zellen hinzugekommen. Im letzten Schnitt ist nur noch ein 3-zelliger und ein 5-zelliger Markstrahl übriggeblieben, welche sehr weit auseinander liegen. Es sind also viele Markstrahl-

initialen aus der Initialenschicht herausgeschoben worden. Ebenso lässt sich das Schicksal der Zellen des rechten Markstrahles leicht aus den Zeichnungen ableiten. Auch hier tritt wieder ein Kleinerwerden und Auseinanderfallen der Markstrahlen auf, bisweilen verbunden mit einer kleinen Vermehrung infolge von Querteilung der noch vorhandenen Zellen.

Fassen wir das in diesem Kapitel Behandelte zusammen, so haben wir also gefunden, dass im ungeschichteten, relativ kurzzelligen Wurzelcambium der *Alstonia* die Vermehrung der radialen Reihen im wesentlichen durch das Auftreten radialer Teilungswände stattfindet. In den Ansatzstellen dieser Radialwände entstehen die typischen, von dem Minimalflächengesetz verursachten Wandbrechungen. Dass infolge dieser Vermehrungsweise kein Etagenbau zustande kommt, findet seine Ursache darin, dass die gestreckten Initialen ein intracambiales Längenwachstum zeigen, wodurch die typischen Wandbrechungen sich in unregelmässige spitze Zellenden umwandeln, welche zwischen einander zu wachsen anfangen, sodass erhebliche Zellumlagerungen zustande kommen können. Infolge dieses Längenwachstums würden die Zellen fortwährend länger werden müssen, wenn nicht die oft etwas schiefe Stellung der radialen Teilungswände dafür sorgte, dass die Tochterzellen etwas kürzer werden als die Mutterzelle. Auch können die Teilungswände so schief gestellt sein, dass es tatsächlich sehr schiefe Querwände sind. Wirkliche, nur wenig schiefe Querwände treten vereinzelt auf, näml. bei der Vermehrung der gestreckten Initialen; bei der Markstrahlbildung dagegen spielen Querteilungen eine wichtige Rolle.

KAPITEL V.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN.

1. Die Vermehrungsweisen der radialen Reihen und die daraus folgenden Strukturmöglichkeiten des Cambiums.

Wenn infolge der vom Dickenwachstum verursachten Grössenzunahme des Xylemzylinders der Cambiummantel zu eng und also passiv gespannt wird, werden die Cambiumzellen einen tangential gerichteten Reiz empfinden müssen. Infolge dieses von der Dilatation verursachten Reizes tritt ein intracambiales Wachstum der betreffenden gestreckten Cambiumzellen auf, d. h. entweder ein Längenwachstum oder ein Breitenwachstum oder ein gleichzeitiges Längen- und Breitenwachstum. Jede dieser Wachstumsmöglichkeiten wird eine tangentiale Vergrösserung des Cambiums hervorrufen. Sehr wichtig ist bei der Längenzunahme der Zellen die Tatsache des gleitenden Wachstums; dadurch, dass die wachsenden Zellen mit ihren Enden nebeneinander gleiten, kommt eine tangentiale Verbreiterung des cambialen Gewebes zustande.

Die Cambiumzellen können aber nicht unbegrenzt in die Länge oder in die Breite weiterwachsen; wenn sie eine gewisse, von inneren Faktoren bestimmte Grösse (Eigenform) [1]) erreicht haben, kann nur durch das Auftreten von Zellteilungen aufs neue Weitenwachstum des Cambiummantels stattfinden, indem auch die Tochterzellen ihrerseits wieder zu wachsen anfangen. Es findet also eine stetige Vermehrung der Initialen und dadurch auch der radialen Reihen statt. Cambiumzellen, welche fortwährend in die Länge wachsen, werden sich also dann und wann durch Querwände teilen müssen; solche die in die Breite wachsen, durch Radialwände.

[1]) Unter dem Namen „Eigenform" kann man sämtliche uns noch unbekannten formbestimmenden Faktoren zusammenfassen.

Wenn nun das tangentiale Wachstum des Cambiums nur durch Breitenwachstum und die damit verbundene Radialteilung der Initialen zustande kommt, wird ein typisches Etagencambium entstehen wie wir dies in der Wurzel der *Herminiera elaphroxylon* kennen gelernt haben. Wenn dagegen nur Längenwachstum verbunden mit Querteilung in den Initialen auftritt, wird das Resultat ein typisches ungeschichtetes Cambium sein, wie u.a. von Klinken (1913) für das Stammescambium der *Taxus baccata* beschrieben worden ist.

Zwischen diesen zwei extremen Fällen liegen zahllose Uebergangsfälle, zu denen wahrscheinlich die Mehrzahl der Cambien gehört. Denn nur selten wird es bei einer Vermehrung der Initialen durch tangentiales Wachstum, verbunden mit Radialteilung, vorkommen, dass gar kein Längenwachstum stattfindet. Meistens tritt an den Enden der Zellen wohl ein beschränktes Längenwachstum auf, aber dadurch wird der Etagenbau nicht im geringsten beeinflusst; nur macht es die Zellenden etwas spitzer. (Vergl. u.a. das Cambium von *Raphanus*, Fig. 27d.). Ist aber das Längenwachstum wie bei der untersuchten *Alstonia* ziemlich gross, so können ungeachtet der vielen Radialteilungen keine Etagen mehr gebildet werden und wir haben es mit einem ungeschichteten Cambium zu tun. In solchen Fällen, wo also der Hauptsache nach Breitenwachstum, aber ausserdem ein beträchtliches Längenwachstum vorkommt, sind die radialen Teilungswände oft etwas schief gestellt, sodass die Tochterzellen nicht nur schmaler, sondern auch etwas kürzer sind als die Mutterzelle. Dies kann so weit gehen, dass vereinzelt deutliche Querwände auftreten. In einem solchen Cambium können wir also nebeneinander Radialwände, schiefe Wände (entweder mehr radial oder mehr quer gestellt) und Querwände antreffen (Vergl. *Alstonia*).

In denjenigen Fällen, wo das Cambium sich nur durch

Längenwachstum der Initialen verbunden mit Querteilung verbreitert, wird ein beschränktes Breiterwerden der sich verlängernden Zellen meistens nicht fehlen. Diese werden hauptsächlich in der Miite eine etwas grössere Breite bekommen, aber weil an dieser Stelle auch die Querteilungen auftreten, ist diese Breitenzunahme nicht bleibend; denn sofort nach der Entstehung einer Querwand fangen die dort befindlichen breiten Zellenden der Tochterzellen an, stark in die Länge zu wachsen, so dass sie sich als lange schmale Zellenden nebeneinander schieben.

Wir haben auf S. 702 gesehen, dass, auch wenn in einem Etagencambium nur Breitenwachstum und Radialteilungen auftreten, die Cambiumzellen jedoch nicht von nur horizontalen Endflächen begrenzt sind, sondern dass infolge der Geltung des sogenannten Minimalflächengesetzes die typischen Wandbrechungen auftreten, sodass selbst auch in diesem Falle noch ein allerdings minimales gleitendes, intracambiales Längenwachstum auftritt. Den Einfluss, den dieses Gesetz auf die Zellteilungen nicht nur im Etagen- sondern auch im ungeschichteten Cambium ausübt, habe ich oben schon genügend besprochen.

Es ist selbstverständlich, dass die Form der Cambiumzellen ganz von den besprochenen Wachstumserscheinungen abhängig ist. Beim Entstehen des Cambiums aber wird sowohl die Struktur des Cambiums wie auch die Form der einzelnen Zellen ganz von der Struktur und der Zellform des primären Gewebes, aus dem das Cambium sich entwickelt, bestimmt. Weil dieses Gewebe meistens aus schmalen, langgestreckten, rechteckigen Zellen besteht, welche vertikale Reihen bilden, aber in tangentialer Richtung keinerlei regelmässige Anordnung zeigen, können wir diesen Bau auch im sehr jungen Cambium erwarten. Dass dies auch in der Tat der Fall ist, dass also sämtliche Cambia ursprünglich ungeschichtet und aus rechteckigen, mit horizontalen Endflächen begrenzten Zellen zusammengesetzt

sind, geht aus den in dieser Arbeit besprochenen Untersuchungen hervor. Erst allmählich wird sich aus diesem primären Zustande durch Wachstum, durch Teilung und durch das Auftreten von Wandbrechungen die definitive Gestalt des Cambiums und dessen Zellen entwickeln.

Es gibt nun noch einen Faktor, welcher bei der Entstehung der Cambiums eine wichtige Rolle spielen kann, nämlich das primäre Längenwachstum. Die von mir untersuchten Objekte waren Wurzeln, wo also bei der Entstehung des Cambiums dieses Längenwachstum schon längst abgelaufen war. Wie aber in jungen, sich streckenden Stengelinternodien in den schon vorhandenen Cambiumzellen Querteilungen auftreten müssen, ist auf S. 662 beschrieben worden. So werden auch in einem künftigen Etagencambium vor der Beendigung des primären Längenwachstums Querteilingen auftreten können. Diese Querteilungen in einem gänzlich sich streckenden Gewebe sind aber etwas ganz anderes als die Querwände, welche im älteren typischen ungeschichteten Cambium in den individuell in die Länge wachsenden und nebeneinander gleitenden Zellen auftreten.

Fassen wir sämtliche im Cambium auftretenden Wachstumsmöglichkeiten zusammen, so haben wir:

I. Wachstum in radialer Richtung oder Dickenwachstum. Die gestreckten Cambiumzellen zeigen Wachstum in radialer Richtung. Auftreten von tangentialen Teilungswänden. Führt zur Xylem- und Phloem-bildung.

II. Wachstum in vertikaler Richtung oder Streckungswachstum. Die Cambiumzellen zeigen ein gleichmässiges, simultanes Längenwachstum. Auftreten von Querteilungen; gehört zum primären Längenwachstum des Stengels.

III. Wachstum in tangentialer Richtung oder Dilatationswachstum. Die Cambiumzellen zeigen Längenwachstum (Nebeneinandergleiten der Zellen) und Breitenwachstum oder eins von beiden. Im ersten Falle Auftreten von schiefen Teilungswänden (entweder mehr quer oder radial

gestellt), im zweiten Falle nur von Querwänden oder nur von Radialwänden. Führt zur Vermehrung der radialen Reihen.

2. Weitere Faktoren, welche die Entstehung von Etagen im Cambium beeinflussen können.

Im vorhergehenden Paragraphen sahen wir, dass, wenn das Dilatationswachstum in der Hauptsache eine Breitenzunahme der Cambialzellen mit nachfolgenden Radialteilungen darstellt, das Cambium eine geschichtete Struktur bekommen, also zum Etagencambium werden kann. Ob dies in der Tat der Fall sein wird, ist aber noch von anderen Faktoren abhängig.

Wichtig ist z. B. die Grösse von Mark- und primärem Xylemgewebe, denn dadurch wird die Grösse des entstehenden Cambiumringes bestimmt. Wir haben oben (S. 640) gesehen, dass jedesmal, wenn der Cambiumradius sich verdoppelte, auch die Zahl der Radialreihen sich verdoppelt hat und also im Durchschnitt auch jede Initiale sich in zwei Tochterinitialen geteilt haben muss. Ist nun z. B. der Radius des Mark- und primären Xylemgewebes und also auch des jungen Cambiums 0,5 mm, so werden, wenn dasselbe Cambium einen Radius von 5 mm. bekommen hat, schon Etagen von 10 nebeneinander liegenden Cambiumzellen vorkommen müssen [1]. Wie bedeutungsvoll nun diese Grösse des Markes nebst primärem Gewebe für die Entstehung von Etagen sein kann, geht aus dem folgenden auf *Herminiera elaphroxylon* bezüglichen Beispiel hervor.

A. Radius des primären, später vom Cambium umschlossenen Wurzelgewebes: 100 μ. In einer Wurzel mit einem Cambiumradius von 650 μ befanden sich meist 3 zellige Etagen. Theoretisch hätte man in den Etagen 6 Zellen

[1]) Diese Berechnung ist natürlich nur dann richtig, wenn das tangentiale Wachstum des Cambiums nur durch die Radialteilung der vorhandenen gestreckten Initialen zustande kommt (Vergl. S. 641).

nebeneinander erwarten können, aber wie wir auf S. 720 gesehen haben, ist im Anfang der Cambiumtätigkeit der mittlere tangentiale Durchmesser der Cambiumzellen verdoppelt worden. In einer Wurzel mit einem Cambiumradius von 3 mm befanden sich schon ± 15-zellige Etagen und in der dicksten untersuchten Wurzel, welche einen Cambiumradius von 14 mm besass, war die Zahl der in einer Etage nebeneinander liegenden Zellen nicht mehr zu bestimmen, muss aber theoretisch ± 70 gewesen sein.

B. Radius des primären, später vom Cambium umschlossenen Stengelgewebes: 1,5 mm. In einem Stengel mit einem Cambiumradius von 6 mm befanden sich meist 3-zellige Etagen; in einem Stengel mit einem Cambiumradius von 15 mm betrug diese Zahl ungefähr 7.

Während also eine Wurzel mit einem Cambiumdurchmesser von 28 mm schon nahezu 70 Zellen breite Etagen besitzt, kommen sogar in einem dickeren Stengel (Cambiumdurchmesser 30 mm) nur 7 Zellen breite Etagen vor. Um ebenso schöne Etagen zu bekommen wie die Wurzel würde der Stengel einen Cambiumdurchmesser von 30 cm erreichen müssen!

Wir können also konstatieren: je älter eine Pflanze wird, desto längere Zeit braucht sie, um ihre Radialreihen zu verdoppelen. Ein junger Ast mit einem Cambiumradius von 0,5 cm braucht dazu nur ringsum 0,5 cm dicker zu werden, aber ein Baum mit einem Cambiumradius von 20 cm braucht dazu eine Dickenzunahme von 20 cm. Der junge Ast würde bei einer solchen Zunahme Etagen von 40 Zellen gebildet haben. Infolge der Geschwindigkeit, mit der also in jungen Cambien die Vermehrung der Initialen stattfindet, kann es vorkommen, dass Etagenbau entsteht auch wenn ein mässiges Längen- oder Spitzenwachstum vorkommt. Beim Dickerwerden des betreffenden Pflanzenteiles aber, wenn also die Verdoppelung der radialen Reihen viel langsamer stattfindet, wird ein unregelmässiges

Spitzenwachstum, vorzüglich in Cambien mit kurzen, breiten Zellen, den Etagenbau stören können. Auf diese Weise ist vielleicht die Tatsache zu erklären, das bei *Cochlearia armoracia* der Etagenbau in sehr dicken Wurzeln nicht mehr vorhanden ist (Vergl. auch S. 737).

Auch die relative Länge der Cambiumzellen ist wichtig. Je länger die Zellen sind, um so weniger störend wirken unregelmässige Zellenden (Vergl. S. 741).

Zusammenfassend können wir sagen: Etagenbau kann entstehen, wenn in den gestreckten Initialen Breitenwachstum verbunden mit Radialteilungen auftritt. Wichtig sind dabei folgende Tatsachen: 1. Geringes intracambiales Längenwachstum. 2. Ein kleines Mark. 3. Fehlen primären Längenwachstums verbunden mit Querteilung. 4. Schnelles Dickenwachstum. 5. Eine relativ grosse Länge der Zellen.

Treten zu viel Störungen auf, so können ungeachtet der Radialteilungen keine Etagen gebildet werden. Weil es sehr gut denkbar ist, dass in derselben Pflanzenspecies oder sogar in demselben Individuum die obengenannten Faktoren nicht immer gleich sind, lässt sich daraus vielleicht die bekannte Tatsache erklären, dass z. B. im Holze einer Pflanze, welche meistens deutliche Etagen besitzt, diese Etagen unter Umständen sehr undeutlich oder sogar ganz abwesend sein können.

Ich will mich hier nicht auf die Frage nach der Bedeutung des Etagenbaus einlassen. Wie gesagt (S. 726), kommt der Etagenbau in sehr vielen, im System sehr weit auseinander stehenden *Dicotylen*- Pflanzenfamilien vor, entweder nur in einzelnen Arten oder in einer ganzen Familie (*Papilionaceae*). So vermeldet Record (1919) den Etagenbau für das Holz von 105 Pflanzengattungen, zu 20 Familien gehörend. Auch die Tatsache, dass die Entstehung von Etagen von mehreren Faktoren abhängig sein kann, macht einfache phylogenetische Beziehungen unwahrscheinlich. Viel wichtiger ist in dieser Hinsicht das in stärkerem oder geringerem

Grade vorhandene Ausbleiben des intracambialen Längenwachstums; denn das ist ein entscheidender Faktor für die Etagenbildung; fehlt Längenwachstum, so können sich die Cambiumzellen nur durch das Auftreten von Radialwänden vermehren. Dass jedoch Etagenbau gewissermassen eine höhere Entwicklungsstufe darstellen sollte, ist von Bailey (1923) betont worden, der einen Parallelismus zwischen Etagenbau und höherer Differenzierung des sekundären Xylems insbesondere des Gefässystems konstatierte. Ob dies wirklich zutrifft, darüber habe ich keine ausgesprochene Meinung; dass aber die Struktur des Gefässystems sehr stark von der Grösse des intracambialen Längenwachstums beeinflusst wird, ist sehr wahrscheinlich.

Vielleicht lässt sich die Anwesenheit des Etagenbaus oder wenigstens das Auftreten der radialen Teilungswände im vielen fleischigen Wurzeln physiologisch erklären aus der Notwendigkeit, sehr schnell in die Dicke zu wachsen und ein aus vielen kurzen Parenchymzellen bestehendes Speichergewebe zu bilden. Es ist wahrscheinlich, dass ein Cambium, in dem nur tangentiales Wachstum verbunden mit Radialteilung auftritt, sich viel schneller tangential ausdehnen kann als ein Cambium, in dem diese Erweiterung mittels gleitenden Längenwachstums und Querteilung zustande kommen muss.

3. Das Kleinerwerden und Schwinden von Initialen.

Die besprochenen Wachstums- und Teilungvorgänge können in sämtlichen gestreckten Cambiumzellen auftreten. Es ist aber selbstverständlich, dass nur dann eine Aenderung bleibend sein wird, also in allen nachher gebildeten Xylem- und Phloemelementen der betreffenden Radialreihe vorhanden sein wird, wenn diese Aenderung in der Initiale selbst aufgetreten ist. Ist dies nicht der Fall, ist also z. B. eine Radialteilung in einer Tochterzelle aufgetreten, so wird die entstandene Radialwand nur in denjenigen Holz-

oder Bastzellen vorkommen, die aus dieser Tochterzelle entstanden sind. So haben wir beim Verfolgen der Radialreihen in den Serienschnitten oft eine Verdoppelung einer Reihe beobachten können, welche in einigen aufeinander folgenden Schnitten wiederzufinden war, aber dann plötzlich ganz verschwand, sodass wie vorher wieder eine ungeteilte Reihe da war.

Eine zweite Tatsache, welche wir beim Verfolgen der radialen Reihen kennen gelernt haben, ist das allmähliche Kleinerwerden und sogar völlige Schwinden einer Reihe. Dies ist nur zu erklären aus dem Schwinden der Initiale selbst, eine Tatsache, welche auch schon von Raatz (1892) und Klinken (1913) beschrieben worden ist und dadurch verursacht werden kann, dass sich im Cambium zwischen die Initialen und eine angrenzende Tochterzelle derselben Reihe Nachbarzellen hineinschieben (entweder von der Seite oder von oben oder von unten her), sodass die Initiale selbst aus der Initialenschicht herausgeschoben wird und damit aufhört eine Initiale zu sein.

4. Die Querschnitt- und Radialschnittbilder.

Das zweite Kapitel haben wir mit einer Besprechung der Querschnittbilder im Cambium angefangen, wobei konstatiert wurde, dass oft eine Radialreihe vorkam, welche sich teilweise verdoppelt hatte, sodass es genau so aussah als hätte eine Initiale sich plötzlich in zwei nebeneinander liegende Tochterinitialen geteilt. Dass dies in der Tat stattfinden kann, dass wir es also wirklich mit einer radialen Teilungswand zu tun haben können, haben wir u. a. bei *Aeschynomene*, *Cochlearia* und *Alstonia* konstatiert.

Aber es gibt noch viele andere Möglichkeiten. So kann es im Falle einer *Conifere* eine etwas schiefe Querwand sein, welche quer getroffen worden ist. Ist der Schnitt nicht gar zu dünn, so können wir, wie schon Raatz

(1892) angab, durch Aenderung der Mikroskopeinstellung schon erfahren, dass in Wirklichkeit keine Radialwand vorhanden ist.

Eine dritte Möglichkeit, wie eine solche Verdoppelung der Initiale im Querschnittsbilde zustande kommen kann, haben wir bei *Alstonia* kennen gelernt, d. h. wenn von unten oder von oben her eine Initiale sich mittels intracambialen gleitenden Längenwachstums zwischen die schon vorhandenen Initialen hineinschiebt.

Schliesslich kann das Schwinden einer Initiale eine Verdoppelung derselben im Querschnittsbilde vortäuschen dadurch, dass beim Verschwinden dieser Initiale von oben und unten Nachbarinitialen hineinwachsen und aneinander vorbeischieben (Vergl. auch Klinken 1914, S. 26).

Es muss schliesslich noch eine Tatsache erwähnt werden, welche sich auf das früher über den Radialschnitt Gesagte bezieht. Dort haben wir gesehen, dass im sekundären, vom Cambium gebildeten Gewebe nur dann Radialanordnung zu erwarten ist, wenn kein extracambiales Längenwachstum auftritt und dass in diesem Falle die übereinander liegenden Radialreihen von geraden, parallelen Linien begrenzt werden. Wir haben nun konstatiert, dass z. B. im Cambium der *Alstonia* die Initialen selbst eine Längenzunahme erfahren können, sodass die nacheinander gebildeten Holzelemente, auch wenn extracambiales Längenwachstum fehlt, nicht immer gleich gross sind. Infolgedessen laufen die obere und untere Grenze einer Radialreihe nicht immer genau parallel. Im Verhältniss zu dem schnellen Zuwachs der Cambiumzellen in radialer Richtung findet aber diese Längenzunahme der Initialen so langsam statt, dass diese Erscheinung meistens nicht stark auffällt.

Also, wenn Radialanordnung im sekundären Gewebe vorhanden ist, fehlt gleitendes Längenwachstum d. h. extracambial und es ist unzulässig, diesen schon von Klinken (1913) aufgestellten Satz auf das Cambium

selbst zu beziehen, wie dies von Kleinmann (1923, S. 135) getan worden ist. Dieser zieht daraus den Schluss, dass, weil im Cambium immer Radialanordnung vorhanden ist, es dort kein gleitendes Längenwachstum geben darf und infolgedessen auch die Vergrösserung des Cambiumringes nicht, wie Klinken für *Taxus* gefunden hatte, durch horizontale Querteilungen mit darauf folgendem gleitendem intracambialem Längenwachstum zustande kommen kann. Es ist aber selbstverständlich, dass in den relativ immer nur kurzen Radialreihen des Cambiums die Folgen des sehr langsam stattfindenden intracambialen Längenwachstums nicht deutlich hervortreten können. Wenn also intracambial keine Störung in der Radialanordnung vorhanden ist will das noch nicht sagen, dass intracambiales gleitendes Längenwachstum fehlt.

5. Die Markstrahlen im Cambium.

Bei unseren Betrachtungen über das tangentiale Wachstum des Cambiums haben wir uns in der Hauptsache auf die Wachstumserscheinungen in den gestreckten Initialen beschränkt weil, wie auf S. 643 gezeigt wurde, der aus Markstrahlinitialen bestehende Teil des Cambiums nicht viel zum intracambialen Dilatationswachstum beitragen kann. Für die Struktur des Cambiums und des daraus entstandenen sekundären Gewebes kann aber die Grösse und Verteilung der Markstrahlinitialen sehr wichtig sein. So kann z. B. in einem Cambium dessen gestreckte Initialen in schönen Etagen angeordnet sind, der Etagenbau nur wenig auffallen durch das Vorhandensein vieler ungleich grosser Markstrahlen. Umgekehrt kann z. B. im Holze dadurch, dass die Markstrahlen nahezu gleich gross sind und in tangentialer Richtung auf gleicher Höhe stehen, schon makroskopisch Etagenbau wahrzunehmen sein, auch wenn davon in der Grundmasse des Holzes (z. B. wenn diese aus Libriformfasern besteht) infolge extracambialen Längen-

wachstums nichts mehr zu sehen ist. Es können nun folgende Möglichkeiten auftreten:

1. Im Cambium Etagenbau der gestreckten Initialen und der Markstrahlen vorhanden. *a.* Etagenbau in der Grundmasse des Holzes; auch die Markstrahlen etagenförmig angeordnet (z. B. *Herminiera elaphroxylon* [1]). *b.* Kein Etagenbau in der Grundmasse des Holzes; wohl aber etagenförmige Anordnung der Markstrahlen (z. B. *Dicorynia paraënsis;* Janssonius 1914, S. 36).

2. Im Cambium Etagenbau der gestreckten Initialen, aber nicht der Markstrahlen vorhanden. *a.* Etagenbau in der Grundmasse des Holzes aber die Markstrahlen nicht etagenförmig angeordnet (*Erythrina indica* [2]). *b.* Kein Etagenbau in der Grundmasse des Holzes;auch keine etagenförmige Anordnung der Markstrahlen (z.B. *Cytisus laburnum*).

In genauem Zusammenhang mit diesen Tatsachen steht die Frage nach der makroskopischen Sichtbarkeit des Etagenbaus, wobei es sogar vorkommen kann, dass während ein Lupenbild ziemlich schöne Etagen zeigt, diese unter dem Mikroskop nicht sofort zu erkennen sind. Man vergleiche für diese Tatsachen u.a. die Arbeit von Record (1919. S. 253).

In den Serienschnitten durch das Wurzelholz der *Herminiera* und der *Alstonia* haben wir oft die Entstehung neuer Markstrahlen beobachten können. Dabei haben wir konstatiert, dass die Markstrahlbildung fast immer durch das Auftreten von horizontalen Querwänden in den gestreckten Initialen eingeleitet wird. So sahen wir, dass bei *Herminiera elaphroxylon* oft eine gestreckte Initiale durch eine solche Wand in zwei übereinander liegende Tochterzellen geteilt wurde und darauf eine dieser Tochterzellen sich nochmals in meistens zwei Zellen teilte, welche

---

[1] Die vereinzelt vorkommenden sehr grossen Markstrahlen sind nicht etagenförmig angeordnet.

[2] Ausgenommen die vereinzelt vorkommenden sehr kleinen Markstrahlen.

sich abzurunden anfingen. So war ein zweizelliger Markstrahl entstanden aus dem oberen Ende einer gestreckten Initiale. Das untere Ende behielt den Charakter einer gestreckten Initiale und konnte länger oder kürzer ungeteilt bleiben. Schliesslich aber konnte auch dieser Teil durch das Auftreten von Querwänden in Markstrahlinitialen umgewandelt worden. Auf diese Weise war ein Markstrahl entstanden, der nahezu gleich hoch war als die ursprünglich gestreckte Initiale und sich also genau in die betreffende Etage einreihte. Wenn sämtliche Markstrahlen auf diese Weise entstehen, ist das Resultat eine Etagenbildung der Markstrahlen im Cambium und infolgedessen auch im Holze.

Es kann aber bisweilen eine unregelmässige Markstrahlbildung auftreten wie wir in Fig. 24, Schnitt 11, Zelle 9 konstatiert haben, wo die neue Markstrahlinitiale durch eine schiefe Wand aus einer gestreckten Initiale herausgeschnitten wurde. Auf ähnliche Weise scheinen bei *Cytisus laburnum* die kleinsten spindelförmigen Markstrahlen bogenförmig von den gestreckten Initialen abgeschnitten zu werden. (H a b e r l a n d t 1918, S. 615).

Es können aber auch noch auf andere Weise Markstrahlen entstehen. So kommen, wie schon früher erwähnt wurde, bei *Herminiera elaphroxylon* in der Wurzel auch sehr grosse Markstrahlen vor. Es wurde nun im einem Falle ein solcher Markstrahl auf Serienschnitten verfolgt und dabei stellte sich heraus, dass auch hier die erste Anlage eine quergeteilte gestreckte Initiale war. Aber bald fingen auch Nachbarinitialen aus derselben, der oberen und der unteren Etage, sich zu teilen an, sodass dem wachsenden Markstrahl fortwährend neue gestreckte Initialen hinzugefügt wurden. In sämtlichen Zellen traten später neben Querwänden auch schräge Wände auf. Es ist selbstverständlich, dass solche Markstrahlen, wenn sie in grosser Menge entstehen, den Etagenbau undeutlich machen können.

Wir haben gesehen, dass im ungeschichteten Cambium der *Alstonia* ebenso wie bei *Herminiera* Markstrahlen entstehen können durch Querteilung in den gestreckten Initialen. Es kann vorkommen, dass sofort die ganze Initiale sich in einen Markstrahl umwandelt. Auffallend ist die Tatsache, dass die sofort nach der Teilung noch grossen, eckigen Zellen sich ziemlich plötzlich in die sehr kleinen, abgerundeten Markstrahlinitialen umwandeln. Ebenso wie bei *Herminiera* der Fall war, kann es bei *Alstonia* vorkommen, dass nicht sofort die ganze gestreckte Initiale sich in Markstrahlinitialen umwandelt, sondern dass ein Teil gestreckte Initiale bleibt. Weil nun im Cambium der *Alstonia* Längenwachstum vorhanden ist, kann die übriggebliebene gestreckte Initiale durch das Hineinwachsen benachbarter Initialen leicht von dem aus ihr entstandenen Markstrahl getrennt werden, eine Tatsache, welche oft konstatiert wurde.

Dass im ungeschichteten Cambium die primären, sehr hohen Markstrahlen, welche bei der Entstehung des Cambiums vorhanden sind, durch das Hineinwachsen von gestreckten Initialen in mehrere kürzere Markstrahlen zerteilt werden können und dass dabei mehrere, Markstrahlinitialen aus dem Cambium verschwinden, ist schon genügend besprochen worden. Die dabei entstandenen, genau übereinander stehenden Teilstücke des ursprünglich einheitlichen Markstrahles können schliesslich infolge der vielen Zellumlagerungen weit auseinander im Cambium zu liegen kommen. (Vergl. u.a. Fig. 32).

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Die Vermehrung der radialen Reihen im Etagencambium der Wurzel von *Herminiera elaphroxylon* kommt durch das Auftreten von radialsenkrechten Teilungswänden in den gestreckten Initialen zustande.

2. Diese radialen Teilungswände setzen sich nie in den Spitzen der typischen, dachförmigen Zellenden an, sondern immer in einer der zwei Endflächen eines solchen Endes. In den Angriffspunkten treten Wandbrechungen auf, welche zur Bildung trapezförmiger Zellenden führen.
3. Die trapezförmigen Enden stellen nur einen vorübergehenden Zustand dar; durch das Auftreten neuer Radialwände, welche in den horizontalen Endflächen der trapezförmigen Enden angreifen und dort Wandbrechungen verursachen, entstehen wieder dachförmige Enden.
4. Das unter 2 und 3 erwähnte Auftreten der Wandbrechungen lässt sich aus der Herrschaft des Prinzips der kleinsten Flächen erklären und kommt mittels gleitenden Wachstums zustande.
5. Das Wurzelcambium der *Herminiera elaphroxylon* ist beim Entstehen aus dem primären Gewebe ungeschichtet und aus langgestreckten rechteckigen Zellen aufgebaut, ist also diesem primären Gewebe ganz ähnlich. Erst allmählich kommt infolge des Auftretens der radialen Teilungswände der Etagenbau zustande.
6. Untersuchungen an anderen Etagencambien aus den Familien der *Papilionaceae, Cruciferae, Simarubaceae, Malvaceae, Gentianaceae* und *Compositae* rechtfertigen die Schlussfolgerung, dass die für die Wurzel der *Herminiera* gefundenen Tatsachen in der Hauptsache für sämtliche Etagencambien Geltung haben in dem Sinne, dass durch das Vorhandensein eines geringen nicht vom Minimalflächengesetze bedingten selbständigen, intracambialen Spitzenwachstums die Form der Zellen und infolgedessen auch die ganze Struktur des Cambiums oft weniger regelmässig gestaltet sein kann.
7. Die Vermehrung der radialen Reihen im ungeschichteten, relativ kurzzelligen Wurzelcambium einer unter-

suchten *Alstonia* spec. kommt in der Hauptsache durch das Auftreten mehr oder weniger radial gestellter Teilungswände zustande. Durch das gleichzeitige Vorhandensein eines beträchtlichen intracambialen Längenwachstums treten aber erhebliche Zellumlagerungen auf, sodass keine Etagen gebildet werden können.

8. Die unter 7 erwähnten Teilungswände setzen sich ebenso wie beim Etagencambium nie in den Spitzen der Zellenden an, sondern immer in einer End- oder Seitenfläche. Auch hier treten in den Angriffspunkten die typischen Wandbrechungen auf, die jedoch infolge der vom intracambialen Längenwachstum verursachten Umlagerungen leicht unkenntlich werden können.
9. Das Cambium bleibt also ebenso ungeschichtet wie es bei seiner Entstehung aus dem primären Gewebe ursprünglich war; nur wird infolge des Längenwachstums und des damit verbundenen Zwischeneinanderwachsens der Elemente die Zellform und dadurch auch die ganze Struktur des Cambiums noch etwas unregelmässiger.
10. Die von der Dilatation verursachte Erweiterung des Cambiumringes (Dilatationswachstum) im allgemeinen kommt durch Längen- und Breitenwachstum der Initialen zustande. Weil die Initialen nicht unbegrenzt wachsen können, müssen dann und wann Teilungswände auftreten. Wenn vorwiegend Längenwachstum auftritt wie z. B. bei den *Coniferen*, sind diese Teilungswände quergestellt; wenn aber in der Hauptsache Breitenwachstum stattfindet wie bei *Alstonia* und *Herminiera*, sind sie mehr oder weniger genau radial gestellt.
11. Wenn Breitenwachstum verbunden mit Radialteilung in den Initialen auftritt, ist die Möglichkeit zur Etagenbildung vorhanden. Ob diese wirklich zustande kommen wird, hängt von vielen weiteren Faktoren ab. Günstig für die Entstehung deutlicher Etagen ist u. a. völliges

Fehlen des intracambialen Längenwachstums, schnelles Dickenwachstum, sehr kleines Mark, relativ grosse Länge der Initialen.

12. Die erwähnten Wachstums- und Teilungsmöglichkeiten können in sämtlichen Cambiumzellen stattfinden; nur wenn sie in der Initiale selbst auftreten werden die dadurch entstandenen Änderungen bleibend sein, d. h. in allen nachher gebildeten Tochterzellen wiedergefunden werden können.
13. Im Etagencambium der Wurzel der *Herminiera elaphroxylon* entsteht die Mehrzahl der Markstrahlen durch das Auftreten von Querwänden in den gestreckten Initialen. Jede gestreckte Initiale liefert einen 1 schichtigen Markstrahl, sodass die entstandenen Markstrahlen den Etagenbau nicht stören.
14. Die in derselben Wurzel vereinzelt vorkommenden sehr grossen Markstrahlen entstehen aus mehreren neben- und übereinanderliegenden gestreckten Initialen, welche sich durch quere und schräge Wände in Markstrahlinitialen teilen. Die entstandenen Markstrahlen sind also viel höher als die Etagen.
15. Im ungeschichteten Wurzelcambium der untersuchten *Alstonia* entstehen die sekundären Markstrahlen durch das Auftreten von Querteilungen in einer gestreckten Initiale oder in einem Teil derselben. Im letzten Falle kann der übriggebliebene Teil der Initiale durch das intracambiale Längenwachstum der Nachbarinitialen von dem entstandenen Markstrahl getrennt werden.
16. In derselben Wurzel werden die ursprünglich sehr hohen primären Markstrahlen durch das intracambiale Hineinwachsen von gestreckten Nachbarinitialen in kleinere Markstrahlen geteilt; dabei können mehrere Markstrahlinitialen zugrunde gehen.

Literaturverzeichnis.

Bailey, I. W. 1911. The Relation of te Leaftrace to the Formation of Compound Rays in the Lower Dicotyledons. Ann. of Bot., vol. XXV. 1.

——— 1912. The Evolutionary History of the Foliar Ray in the wood of the Dicotyledons; and its Phylogenetic Significance. Ann. of Bot., vol. XXVI.

——— 1920. The Cambium and its derivative tissues. III: A Reconnaissance of cytological phenomena in the Cambium. Amer. Journ. of Bot., vol VII.

——— 1923. The Cambium and its derivative tissues. IV: The increase in girth of the Cambium. Americ. Journ. of Bot., vol. X.

de Bary, A. 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne.

Berthold, G. 1886. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

Eames, A. J. 1910. On the Origin of the broad Ray in Quercus. Bot. Gaz., vol. XLIX.

Errera, L. 1888. Ueber Zellformen und Seifenblasen. Bot. Central bl., Bd. 34.

Essner, B. 1882. Ueber den diagnostischen Werth der Anzahl und Höhe der Markstrahlen bei den Coniferen. Abh. d. naturf. Ges. zu Halle, Bd. XVI.

Giesenhagen, K. 1905. Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Stuttgart.

——— 1909. Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen. Flora, Bd. 99.

Goebel, K. 1893. Pflanzenbiologische Schilderungen. Teil II. Marburg.

Groom, P. 1911. The Evolution of the Annual Ring and Medullary Ray of Quercus. Ann. of Bot., vol. XXV. 2.

Haberlandt, G. 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. Sechste Auflage. Leipzig.

Hallier, E. 1859. Aedemone mirabilis Kotschy. Ein neues Schwimmholz vom weissen Nil, anatomisch bearbeitet. Bot. Zeitung, Bd. 17.

——— 1864. Ueber Neubildung eigenthümlicher Zellen im Prosenchym von Aedemone mirabilis Kotschy. Bot. Ztng., Bd. 22.

Hartig, R. 1895. Ueber den Drehwuchs der Kiefer. Sitz. ber. d. math. phys. Cl. d. k. Akad. d. Wiss. zu München, Bd. XXV.

v. Höhnel, F. 1884*a*. Ueber stockwerkartig aufgebaute Holzkörper. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. I Abt., Bd. 89

——— 1884*b*. Ueber den etagenförmigen Aufbau einiger Holzkörper. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. II.

Jaensch, Th. 1884. Zur Anatomie einiger Leguminosenhölzer. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. II.

Janssónius, H. H, und Moll, J. W. 1911. Der anatomische Bau des Holzes der Pfropfhybride Cytisus Adami und ihrer Komponente. Rec. des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. VIII.

Janssonius, H. H. 1914. Mikrographie einiger technisch wichtigen Holzarten aus Surinam. Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, Deel XVIII No. 2.

——— 1906—1926. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Bisher erschienen Bd. I—IV. Leiden. (Vergl. auch Moll u. Janssonius.)

——— 1923. Vergl. Moll u. Janssonius.

Jost, L. 1901. Ueber einige Eigenthümlichkeiten des Cambiums der Bäume. Bot. Zeitng., Bd. 59.

Klebahn, H. 1891. Ueber Wurzelanlagen unter Lentizellen bei Herminiera elaphroxylon und Solanum Dulcamara. Flora, Bd. 74.

Kleinmann, A. 1923. Ueber Kern- und Zellteilungen im Cambium. Bot. Arch., Bd. IV.

Klinken, J. 1914. Ueber das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und der Markstrahlenverlauf in ihrer sekundären Rinde. Biblioth. Bot., Heft. 84.

Krabbe, G. 1886. Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen, Berlin.

Kräusel, R. 1922. Fossile Hölzer aus dem Tertiär von Süd-Sumatra. Verh. v. h. Geol. Mijnbk. Gen. Nederl. en Kolon., Geol. Serie. V.

Lundegardh, H. 1922. Zelle und Cytoplasma. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, Bd. I. Berlin.

Mischke, K. 1890. Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen. Bot. Centralbl., Bd. XLIV.

Moll, J. W. and Janssonius, H. H. 1923. Botanical Penportraits. The Hague.

——— 1916—1926. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Bisher erschienen Bd. I—IV. Leiden. 1906—1926.

Nägeli, C. 1868. Dickenwachstum des Stengels und Anordnung der Gefässtränge bei den Sapindaceen. Beitr. z. Wiss. Bot., Heft IV.

Neeff, F. 1914. Ueber Zellumlagerung. Zeitschr. f. Bot., Bd. VI.

——— 1920. Ueber die Umlagerung der Kambiumzellen beim Dickenwachstum der Dikotylen. Zeitschr. f. Bot., Bd. XII.

——— 1922. Ueber polares Wachstum von Pflanzenzellen. Jahrb. f. Wiss. Bot. 61.

Nordhausen, M. 1898. Zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen. Fünfstücks Beiträge zur Wiss. Bot. Bd. II.

Pfeiffer, H. 1926. Das abnorme Dickenwachstum. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, Bd. IX. Berlin.

Philipp, Maria. 1923. Ueber die verkorkten Abschlussgewebe der Monokotylen. Biblioth. Bot., Heft. 92.

Raatz, W. 1892. Die Stabbildungen im secundären Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 23.

Record, S. J. 1919. Storied or tierlike structure of certain dicotyledonous woods. Bull. of the Torrey Bot. Club, vol. 46.

Sanio, K. 1873. Anatomie der gemeinen Kiefer (Pinus silvestris. L.) II. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. IX.

Schoute, J. C. 1902. Ueber Zellteilungsvorgänge im Cambium. Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch., Deel IX No. 4 (2e sectie).

Schüepp, O. 1926. Meristeme. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, Bd. IV. Berlin.

Solereder, H. 1899. Systematische Anatomie der Dikotyledonen, Stuttgart; mit Ergänzungsband 1908.

Strasburger, E. 1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena.

Thompson, W. P. 1911. On the Origin of the multiseriate Ray of the Dicotyledons. Annals of Bot., vol. XXV. 2.

Tischler, G. 1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer. Bd. II. Berlin.

Velten, W. 1875. Ueber die Entwickelung des Cambiums und N. J. C. Müller's Ideen über diesen Gegenstand. Bot. Zeit., Bd. 33.

Weiss, J. E. 1880. Anatomie und Physiologie fleischich verdickter Wurzeln. Flora, Bd. 63.

Zijlstra, K. 1908. Die Gestalt der Markstrahlen im sekundären Holze. Rec. des Trav. Bot. Neerl., vol. V.

Inhaltsübersicht.

Photo 1—5. *Herminiera elaphroxylon,* Wurzel.

1. Querschnitt durch das Cambium und angrenzendes Gewebe. Vergr. ± 150 ×.

2. Tangentialschnitt durch das Cambium (Etagenbau). Vergr. ± 56 ×.

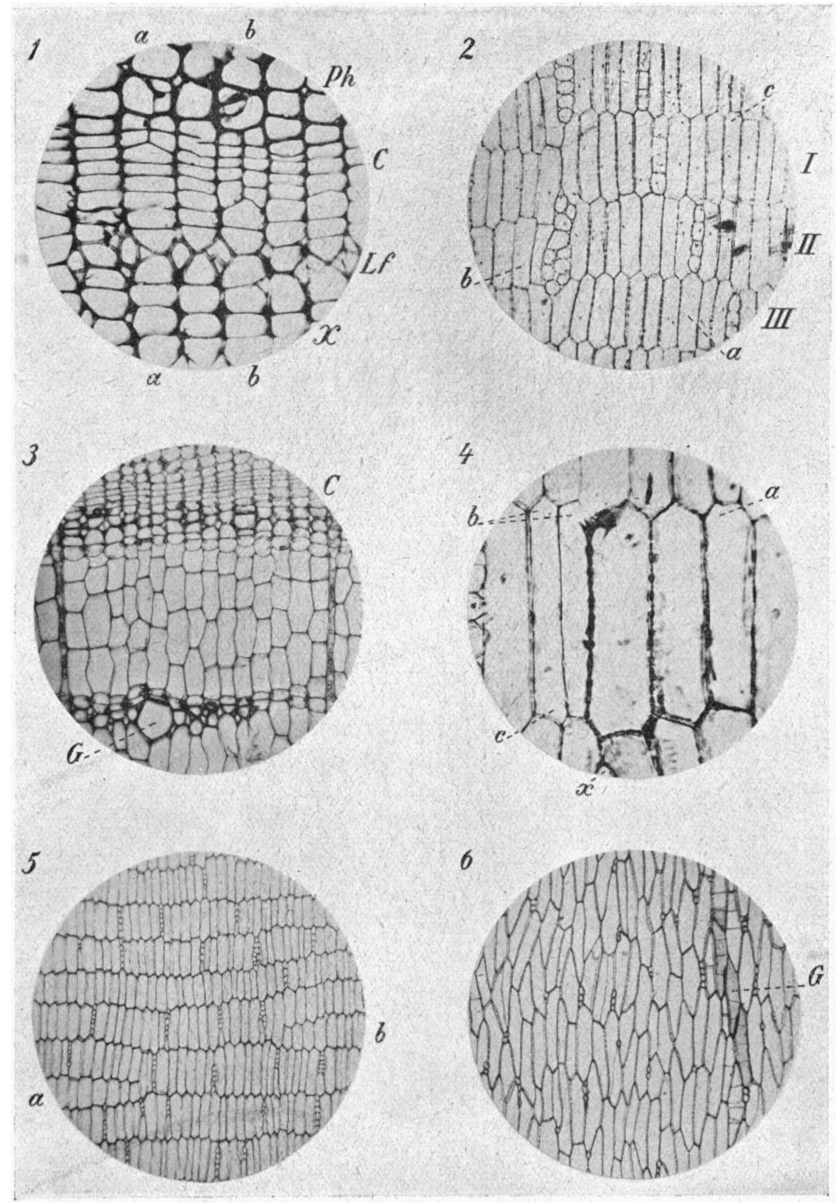
3. Querschnitt durch das Cambium und Holz (radiale Streckung der Holzelemente). Vergr. ± 56 ×.

4. Tangentialschnitt durch das Cambium. Vergr. 150 ×.

5. Tangentialschnitt durch das Holz (Etagenbau). Vergr. ± 34 ×.

6. *Alstonia spec.,* Wurzel. Tangentialschnitt durch das Holz (ungeschichtete Struktur). Vergr. ± 21 ×.

C. Cambium, *Ph.* Phloem, *X.* Xylem, *G.* Gefäss, *Lf.* Libriform.
Sieh weiter Text.



J. J. Beijer, Die vermehrung der radialen Reihen.